Biblioteca Digital
F C E N - U B A

BIBLIOTECA CENTRAL LUIS F LELOIR
BIBLIOTECA CENTRAL LELOIR
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES UBA

Tesis Doctoral

Análisis teórico de las relaciones interdisciplinares en la biología evolutiva del desarrollo (evo-devo)

Rendón, Constanza Alexandra

2015-03-27

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:
Rendón, Constanza Alexandra. (2015-03-27). Análisis teórico de las relaciones interdisciplinares en la biología evolutiva del desarrollo (evo-devo). Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cita tipo Chicago:
Rendón, Constanza Alexandra. "Análisis teórico de las relaciones interdisciplinares en la biología evolutiva del desarrollo (evo-devo)". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2015-03-27.

EXACTAS UBA
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

UBA
Universidad de Buenos Aires

Dirección: Biblioteca Central Dr. Luis F. Leloir, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Intendente Güiraldes 2160 - C1428EGA - Tel. (++54 +11) 4789-9293

Contacto: digital@bl.fcen.uba.ar

UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Análisis teórico de las relaciones interdisciplinares en la biología evolutiva del desarrollo (*evo-devo*)

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en el área de Ciencias Biológicas

Constanza Alexandra Rendón

Director de tesis: Guillermo Folguera
Directora Asistente: Olimpia Iris Lombardi
Consejero de Estudios: Esteban Hasson

Lugar de trabajo: Instituto de Filosofía Dr. Alejandro Korn, Facultad de Filosofía y Letras, UBA

Fecha de defensa:

Análisis teórico de las relaciones interdisciplinares en la biología evolutiva del desarrollo (*evo-devo*)

Resumen

El objetivo principal de la presente Tesis es indagar de qué manera y en qué medida se vinculan e integran diferentes áreas de conocimiento de las ciencias de la vida (principalmente biología del desarrollo, microevolución y macroevolución) en la biología evolutiva del desarrollo (evo-devo). En particular, analizamos cuatro temas particularmente relevantes en función de la integración propuesta: la implementación de un enfoque complejizante en evo-devo, el rol otorgado al ambiente ecológico en este campo de estudio, la integración de mecanismos funcionales y evolutivos, y la combinación de las diferentes temporalidades propias de los procesos ontogenéticos, micro y macroevolutivos. Como uno de los resultados principales de la Tesis encontramos que, si bien en la evo-devo se vinculan diferentes enfoques y subdisciplinas, la integración entre ellos dista de ser sencilla. En este sentido, los análisis efectuados mostraron la presencia de una significativa diversidad dentro del campo de la evo-devo. Hallamos que mientras que ciertos programas de investigación implementan un enfoque complejizante, consideran los vínculos entre los organismos y su ambiente, integran mecanismos funcionales y evolutivos, y consideran las diferentes temporalidades propias de los procesos biológicos que se propone integrar, otros enfoques de la evo-devo plantean una integración limitada a los procesos que ocurren en los niveles inferiores de la jerarquía biológica. A su vez el análisis realizado nos permitió reconocer importantes novedades conceptuales que surgen a partir de la integración de diferentes enfoques y subdisciplinas referentes a la evolución y el desarrollo de los organismos, tales como la propuesta de nuevos sistemas de herencia, la incorporación de nuevos mecanismos evolutivos y de nuevas unidades de selección. Estos resultados muestran a la evo-devo como un campo de gran riqueza teórica, con una gran complejidad interna, por lo cual la integración entre los procesos ontogenéticos, los microevolutivos y los macroevolutivos constituirá sin dudas uno de los principales desafíos de las próximas décadas.

Palabras clave: biología evolutiva del desarrollo (evo-devo), relaciones interdisciplinares, biología del desarrollo, microevolución, teoría sintética de la evolución, macroevolución, filosofía de la biología.

Theoretical analysis of the interdisciplinary relationships in evolutionary developmental biology (evo-devo)

Abstract

The main objective of this Thesis is to investigate how and to what extent different areas of knowledge of the life sciences (mainly developmental biology, microevolution and macroevolution) are linked and integrated into evolutionary developmental biology (evo-devo). In particular, we analyzed four topics which are especially relevant in terms of the proposed integration: the implementation of a complexing approach in evo-devo, the role of the ecological environment in this field of study, the integration between functional and evolutionary mechanisms, and the combination of the different temporalities of ontogenetic, micro and macroevolutionary processes. As one of the main results of the Thesis we found that, while different approaches and subdisciplines are linked in evo-devo, the integration between them is far from straightforward. In this sense, these analyses showed the presence of significant diversity within the general field of evo-devo. We found that while certain research programs implement a complexing approach, consider the links between organisms and their environment, integrate functional and evolutionary mechanisms, and take into consideration the different temporalities of the biological processes that they aim at integrating, other approaches of evo-devo present an integration limited to processes of lower levels of the biological hierarchy. Moreover, this analysis allowed us to recognize important conceptual novelties arising from the integration of different approaches and subdisciplines regarding the evolution and development of organisms, such as the proposal of new inheritance systems, new evolutionary mechanisms and units of selection. These results show evo-devo as a field of great theoretical richness and important internal complexity, so the integration between ontogenetic processes, microevolution and macroevolution undoubtedly constitutes one of the major challenges of the coming decades.

Key words: evolutionary developmental biology (evo-devo), interdisciplinary relationships, developmental biology, microevolution, synthetic theory of evolution, macroevolution, philosophy of biology.

Agradecimientos

A Guillermo Folguera, por estimularme en la búsqueda de un camino propio.

A Olimpia Lombardi, por su ayuda, confianza y enseñanzas.

A todos y cada uno de los integrantes del grupo de Filosofía de la Biología, por trabajar juntos, entre muchas otras cosas.

A Mario Casanueva y Maximiliano Martínez, por sus aportes y discusiones.

A Ser y Mila, por estar, en todo tipo de momentos.

A la Universidad de Buenos Aires.

Índice

Resumen 2

Abstract 3

Agradecimientos.....4

Introducción. Interdisciplina en las ciencias de la vida: el caso de la evo-devo. Marcos teóricos para el estudio de las relaciones interdisciplinares. Objetivos……...9

La proliferación de subdisciplinas biológicas y el surgimiento de la evo-devo……..…9

Marcos teóricos para el estudio de las relaciones subdisciplinares en biología……10

La reducción y la búsqueda de unidad de las ciencias: el caso de la biología……..…..10

Propuestas alternativas a la reducción. La búsqueda de integración mediante interconexiones…….....…13

Objetivos y metodología……...19

Capítulo I. Evolución y desarrollo: una relación compleja. De la marginalización de la embriología en la teoría sintética de la evolución a su integración en evo-devo……...22

I.1. El estudio de los procesos evolutivos y ontogenéticos: encuentros y desencuentros….22

I.1.1 Evolución y desarrollo: de la integración a la separación en la teoría sintética de la evolución …….....…..22

I.1.2. La distinción entre causas próximas y causas últimas. Sus implicancias respecto de la relación entre la evolución y la embriología……28

I.1.3. El estudio de los procesos ontogenéticos: de la embriología a la biología del desarrollo……..32

I.2. Las propuestas de ampliación de la TSE a partir de la década de 1970: la extensión macroevolutiva y el surgimiento de la evo-devo …….....34

Capítulo II. La evo-devo como abordaje complejo de la evolución y el desarrollo ontogenético de los organismos…….….44

II.1. Complejidad en evo-devo: pretensiones y precisiones……..……44

II.2. Acerca de la complejidad: la propuesta de Edgar Morin…….……..46

II.3. Características complejizantes en los principales programas de investigación de evo-devo……..…….49
II.3.1. El programa de la epigenética: la complejización de la herencia..……49
II.3.1.1. La epigenética y sus diversos significados ……...49
II.3.1.2. La herencia epigenética: el énfasis en las interacciones y la politemporalidad en el estudio del desarrollo, la herencia y la evolución ……..55
II.3.2. Embriología y morfología comparadas: estructuras, historia y la politemporalidad en el estudio de las novedades evolutivas…….60
II.3.3. El campo de la eco-evo-devo: la re-integración de los organismos y el ambiente……...67
II.3.4. Genética evolutiva del desarrollo: interacciones y politemporalidad……75
II.4. Conclusiones: complejidad y cambios epistémicos en evo-devo..……...….80

Capítulo III. La relación entre los organismos y su ambiente. La integración a través de mecanismos y de nuevas entidades en el programa de la eco-evo-devo ……...**90**
III.1. La relación entre los organismos y su ambiente como elemento fundamental en la biología evolutiva ……...…….90
III.2. La TSE: el ambiente como 'filtro' y la oposición organismo-ambiente.……....91
III.3. Las propuestas macroevolutivas: la selección jerárquica y la analogía con la selección natural...……...……94
III.4. La biología del desarrollo: el predominio del enfoque internalista y el rol restringido del ambiente ……..…….104
III.5. La evo-devo y la re-integración paulatina de los organismos y su ambiente……... 109
III.5.1. El predominio del enfoque internalista en la genética evolutiva del desarrollo y la morfología y embriología comparadas……..……109
III.5.2. La eco-evo-devo y la integración de los organismos con el ambiente.…….112
III.5.2.1. Construcción de nicho: la propuesta de un nuevo mecanismo evolutivo..114
III.5.2.2. La recuperación de la simbiosis en la eco-evo-devo: nuevos mecanismos y nuevas entidades.……..117
III.6. Recapitulación: cambios epistémicos en la relación entre los organismos y su ambiente en la evo-devo……..122

Capítulo IV. La distinción entre causas próximas y causas últimas. La promesa de su integración en la evo-devo ……...127
IV.1. Introducción. Causas próximas y últimas: una distinción conflictiva ……..127
IV.2. La distinción próximo-último: de las causas a los mecanismos ……...……128
IV.3. La biología del desarrollo y el estudio de causas próximas ……..134
IV.4. Causas próximas y últimas en el marco de la TSE: mecanismos que originan variabilidad y mecanismos evolutivos.……...……135
IV.5. Las propuestas macroevolutivas y la revisión de la distinción próximo-último a la luz de los enfoques jerárquicos ……..……..140
IV.6. Una propuesta alternativa para distinguir entre mecanismos próximos y últimos considerando un enfoque jerárquico de la evolución ……...……..146
IV.7. Las propuestas de la evo-devo: mecanismos evolutivos y mecanismos que originan variabilidad …….151
IV.7.1. La genética evolutiva del desarrollo y el enfoque genético de las innovaciones…….…..150
IV.7.2. La morfología y embriología comparadas y el estudio de las restricciones …. 153
IV.7.3. Los mecanismos epigenéticos y el origen de nuevos fenotipos ……156
IV.7.4. La eco-evo-devo: la inducción ambiental y su doble rol ……..158
IV.8. Recapitulación y conclusiones ……..160

Capítulo V. Tiempos evolutivos y tiempos ontogenéticos. Su integración en evo-devo....165
V.1. Tiempo y vida: la temporalidad de los procesos biológicos.……..165
V.2. Taxonomía de características asociadas a la temporalidad de los procesos biológicos..……..167
V.3. Características temporales de los procesos evolutivos y ontogenéticos…….170
V.3.1. Procesos microevolutivos: reversibilidad y uniformidad en la evolución de las poblaciones ……170
V.3.2. La extensión macroevolutiva: discontinuidad e irreversibilidad en la historia de la vida…….……173
V.3.3. Los procesos ontogenéticos: la irreversibilidad de la construcción recursiva de los organismos..……175

V.4. La evo-devo y la integración de los procesos evolutivos y ontogenéticos.……179
V.4.1. La genética evolutiva del desarrollo: el estudio de los fenómenos macroevolutivos desde una perspectiva genética ……..……180
V.4.2. Embriología y morfología comparadas: el abordaje de los fenómenos macroevolutivos a través del desarrollo ……... 184
V.4.3. Eco-evo-devo……...186
V.5. Recapitulación y conclusiones.……...190

Capítulo VI. Conclusiones y apuntes finales ……..**196**
VI.1. Resumen y recapitulación de los principales resultados obtenidos ……..196
VI. 2. Análisis global de los resultados: la evo-devo como campo complejizante e integrador ……...…199
VI.3. La diversidad de estrategias integradoras en evo-devo: rupturas y continuidades. La integración mediante mecanismos y elementos reductivos.……...…....201
VI.4. Apuntes finales y perspectivas.…….212

Bibliografía……214

Introducción. Interdisciplina en las ciencias de la vida: el caso de la evo-devo. Marcos teóricos para el estudio de las relaciones interdisciplinares. Objetivos

La proliferación de subdisciplinas biológicas y el surgimiento de la evo-devo

A lo largo del siglo XX la biología ha presentado una gran expansión en sus temas de estudio, enfoques y metodologías. Tal ampliación ha sido acompañada por la diferenciación y conformación de diversas subdisciplinas biológicas y áreas de estudio cada vez más especializadas. En ese contexto, en los últimos años ha surgido la necesidad de generar campos de estudio interdisciplinares capaces de integrar diferentes enfoques para abordar ciertos temas y fenómenos biológicos. En función de este panorama, cobran relevancia las preguntas e investigaciones teóricas acerca de la naturaleza subdisciplinar de la biología y de la integración entre diferentes subdisciplinas. Este tema ha sido indagado desde la filosofía de la biología, campo del saber de origen reciente, que se ha vinculado de diversas maneras con la investigación científica (Griffiths 2008). Uno de los principales debates propios de la filosofía de la biología ha referido justamente a la aplicación de modelos propios de la filosofía de las ciencias al análisis de relaciones entre subdisciplinas biológicas (Griffiths 2008). En los últimos años, han sido indagados varios casos de interacciones entre áreas del saber asociadas a las ciencias de la vida, tales como aquellas entre la genética de poblaciones y la paleontología (Gould y Lewontin 1979, Gould 1982, Vrba y Eldredge 1984, Vrba y Gould 1986, Gould 2002, Folguera y di Pasquo 2008), la genética clásica y la genética molecular (Kitcher 1984, Darden 2005), la ecología y la fisiología (di Pasquo y Folguera 2009), entre otras. Entre los casos más estudiados se encuentran las relaciones que se han establecido entre las subdisciplinas que han formado parte de la denominada teoría sintética de la evolución (TSE), la cual ha constituido el principal marco teórico para el estudio de la evolución biológica durante gran parte del siglo XX. El carácter multidisciplinar y la compleja historia de la 'síntesis moderna' la han convertido en objeto de numerosas indagaciones teóricas e históricas, así como ha sucedido con la biología evolutiva en general (Ruse 1973, Hull 1974, Hull y Ruse 1998, Gould 2002, Sober 2006, Ayala y Arp 2010, Pigliucci y Müller 2010). En particular, la TSE otorgó un

lugar marginal a la embriología, a pesar de las numerosas propuestas que habían vinculado el estudio de los procesos evolutivos y ontogenéticos en períodos previos. Sin embargo, en los últimos años ha surgido un nuevo campo de estudio dentro de la biología en el cual se propone integrar ambas áreas del conocimiento: la denominada biología evolutiva del desarrollo (de aquí en más evo-devo, abreviatura que surge de su nombre en inglés, *evolutionary developmental biology*). En la presente Tesis, nos proponemos investigar la relación que se ha dado entre la biología evolutiva y la biología del desarrollo (subdisciplina que aborda actualmente el estudio de los procesos de desarrollo ontogenético de los organismos) en el nuevo campo de la evo-devo. En particular, analizaremos la naturaleza integradora de la evo-devo y algunas de las novedades epistémicas que surgen en este nuevo campo de estudio a partir de la reunión de diferentes subdisciplinas biológicas. A continuación presentaremos algunos de las principales modelos que han sido propuestos para el estudio de las relaciones interdisciplinares, centrándonos en aquellos que han sido implementados en el análisis de las relaciones entre subdisciplinas dentro de la biología, y cuyos elementos retomaremos a lo largo de la Tesis. Finalizaremos esta primera sección con la presentación de los objetivos específicos que abordaremos y de la metodología utilizada.

Marcos teóricos para el estudio de las relaciones subdisciplinares en biología

La reducción y la búsqueda de unidad de las ciencias: el caso de la biología

Uno de los principales modelos para la investigación de las relaciones entre disciplinas científicas ha sido el de la reducción entre teorías propias de diferentes campos de conocimiento. En términos generales, la reducción inter-teórica (cuyo principal modelo fue el desarrollado por Ernst Nagel) constituiría una relación de derivación deductiva entre leyes de diferentes teorías, típicamente propias de distintos campos de investigación (Rosenberg 2008). En palabras de Francisco Ayala, la reducción teórica implicaría que "las teorías y leyes experimentales formuladas en un campo de la ciencia pueden considerarse casos especiales de teorías y leyes formuladas en algún otro campo científico [en cuyo caso] la primera rama de la ciencia ha sido reducida a la segunda" (Ayala 1983, p. 12, en

Caponi 2004, p. 36). Asimismo, la reducción inter-teórica en el marco del empirismo lógico se vinculó con el objetivo de unidad de las ciencias: mediante la reducción entre teorías propias de diferentes campos de conocimiento se pretendía la eliminación de las teorías reducidas, con lo cual se lograría cierta unificación de esos campos. El progreso científico consistiría entonces en el reemplazo paulatino de teorías más particulares por otras más generales, a las cuales aquellas se subsumirían (Rosenberg 2008).

En las últimas décadas, el modelo clásico de reducción inter-teórica presentó problemas de diversa índole y ha sufrido múltiples críticas (Darden y Maull 1977, Kitcher 1984, Rosenber 2008, Brigandt 2010). En particular, en el caso de las ciencias de la vida, la gran expansión y éxito de la biología molecular, suscitaron la discusión acerca de la posibilidad de su reducción de otras subdisciplinas biológicas. Tras las importantes dificultades y críticas que presentaron los intentos de aplicación de los modelos de reducción inter-teórica en este caso, ese tipo de reducción ha dejado de ser prácticamente considerada por los filósofos de la biología (Caponi 2004, Brigandt y Love 2014)[1]. Sin embargo, el fracaso de la aplicación del modelo clásico de reducción inter-teórica no implicó el abandono de las discusiones respecto del reduccionismo en la biología. En un sentido más general, el reduccionismo puede referir a vínculos entre diversos elementos propios de distintos campos de estudio, los cuales no se restringen a las relaciones entre teorías. De este modo, la pregunta básica de la reducción sería si los conceptos, explicaciones, métodos, propiedades u ontologías de un dominio científico (el cual generalmente aborda el estudio de niveles superiores de organización) pueden ser deducidos de, o explicados por, los conceptos, explicaciones, métodos, propiedades u ontologías de otro dominio de la ciencia (típicamente uno centrado en niveles inferiores de organización) (Brigandt y Love 2014). Así, pueden reconocerse actualmente múltiples tipos de reducción[2], y una diversidad de enfoques y posturas respecto de ellas en el terreno de la

[1] A ello se han sumado los cuestionamientos a la propia noción de teoría y el surgimiento de diversas concepciones de las mismas.

[2] En términos generales, se ha distinguido tradicionalmente entre la reducción ontológica y la epistemológica. La reducción ontológica postula la dependencia ontológica de entidades, propiedades y regularidades de un nivel de la realidad respecto de las entidades, propiedades y regularidades de otro nivel, el cual es considerado como ontológicamente fundamental ('más real') (Lombardi y Labarca 2005). En el caso de la biología, la reducción ontológica ha implicado suponer, generalmente, que toda entidad o fenómeno biológico es, en última instancia, un compuesto complejo de fenómenos y entidades físico-químicas, sometido por lo tanto a las leyes de la física (Caponi 2004). Por otra parte, la reducción epistemológica implica que el conocimiento

biología (Kitcher 1984, Garfinkel 1991, Sarkar 1998, Caponi 2004, Rosenberg 2008, Dupré 2010, Fox Keller 2010, Brigandt y Love 2014). Estas propuestas y debates se enmarcan en el contexto de la gran expansión y éxito del denominado programa reduccionista en la biología en las últimas décadas (Caponi 2004). Gran parte de las discusiones actuales respecto del reduccionismo en biología referirían al denominado reduccionismo explicativo, cuya pregunta básica sería si los fenómenos o propiedades de un nivel superior pueden ser explicados por representaciones de niveles inferiores (generalmente, descomponiendo un sistema de nivel superior en sus partes constituyentes) (Brigandt y Love 2014). Así, las relaciones de reducción explicativa podrían establecerse entre diversos ítems involucrados en las explicaciones científicas, tales como fragmentos de teorías, mecanismos, generalizaciones de variado alcance, hechos individuales, entre otros (Brigandt y Love 2014).

A su vez, en los últimos años, varios filósofos han llamado la atención acerca de las limitaciones de los modelos reductivos para analizar la diversidad de formas en que pueden relacionarse teorías y campos de estudio (Darden y Maull 1977, Kitcher 1984, Grantham 2004, Brigandt y Love 2014, Brigandt 2010). En esta línea, ha surgido una diversidad de propuestas alternativas a la reducción para analizar tales relaciones, así como el tema de la unidad o integración en ciencias (Darden y Maull 1977, Kitcher 1984, Grantham 2004, Darden 2005, Bechtel y Hamilton 2007, Love 2008 y 2010, Brigandt 2010). Varias de estas nuevas propuestas fueron desarrolladas a partir de intentos de dar cuenta de las relaciones que se presentan entre diferentes subdisciplinas dentro de la biología. Esto no resulta sorprendente dado el escenario de gran proliferación de campos de estudio dentro de esta disciplina, especialmente en las últimas décadas. En este sentido, si bien el ideal de unificación universal de las ciencias parece haber sido prácticamente abandonado, la búsqueda de cierta integración de tipo 'local' entre campos de estudio específicos se encuentra claramente presente en la biología. Surge entonces como un tópico de interés el análisis de las diferentes estrategias mediante las cuales se ha propuesto vincular e integrar diferentes campos de investigación propios de la biología. A continuación presentaremos

---

propio de un dominio científico (generalmente acerca de un nivel superior de organización) puede ser reducido al de otro cuerpo de conocimiento científico (típicamente referente a un nivel inferior) (Brigandt y Love 2014). El reduccionismo inter-teórico y el reduccionismo explicativo serían tipos de reduccionismo epistemológico.

algunas de las principales propuestas teóricas alternativas a la reducción que han sido desarrolladas para estudiar, de diversas maneras, distintos casos de relaciones entre subdisciplinas en la biología.

Propuestas alternativas a la reducción. La búsqueda de integración mediante interconexiones

Entre las propuestas alternativas a la reducción que han surgido con el objetivo de analizar las relaciones entre campos de estudio pueden señalarse, entre otras: las teorías inter-campo (Darden y Maull 1977, Bechtel y Hamilton 2007), la "extensión explicativa" (Kitcher 1984), las "agendas de problemas" (Love 2008, 2010), la integración a través de mecanismos (Darden 2005, Bechtel y Hamilton 2007), y aquellas que han destacado, de una manera más general, que diversos ítems epistémicos pueden funcionar como interconexiones o puentes que vinculan diferentes campos de estudio (Grantham 2004, Brigandt 2010). A continuación, describiremos brevemente estas propuestas.

En primer lugar, Lindley Darden y Nancy Maull (1977) comenzaron a cuestionar los modelos de reducción inter-teórica destacando que no todos los campos de investigación poseen teorías, y que es posible la caracterización y el análisis de las relaciones entre diferentes campos científicos en función de otros elementos, dado que:

> "(…) un campo es un área de la ciencia que consiste en los siguientes elementos: un problema central, un dominio consistente en ítems que se toman como hechos relacionados con ese problema, hechos explicativos generales y objetivos que proveen expectativas acerca de cómo resolver el problema, técnicas y métodos, y a veces, pero no siempre, conceptos, leyes y teorías relacionados con el problema, las cuales intentan llevar a cabo los objetivos explicativos." (Darden y Maull 1977, p. 44)[3].

[3] "(…) a field is an area of science consisting of the following elements: a central problem, a domain consisting of items taken to be facts related to that problem, general explanatory factors and goals providing expectations as to how the problem is to be solved, techniques and methods, and, sometimes, but not always, concepts, laws and theories which are related to the problem and which attempt to realize the explanatory goals." (Darden y Maull 1977, p. 44).

Estas autoras se centraron en el estudio de lo que denominaron como teorías inter-campo, las cuales hacen explícitas y explican diversos tipos de relaciones entre campos de estudio. Estas teorías se originarían cuando dos campos comparten un interés común en diferentes aspectos de un mismo fenómeno, y surgen preguntas en uno de ellos a las cuales no se logra dar respuesta desde ese campo. Por ejemplo, la teoría cromosómica de la herencia mendeliana sería un caso de teoría inter-campo, la cual vinculó a la citología y a la genética (principalmente, a partir del establecimiento de una relación de tipo parte-todo entre genes y cromosomas en esa teoría). A su vez, una teoría inter-campo podría tener varias funciones: abordar preguntas que no logran responderse a partir de los elementos de un campo solamente; generar nuevas líneas de investigación y, eventualmente, nuevas teorías inter-campo; rescatar ítems previamente relegados en alguno de los campos, entre otras. Desde ya, el establecimiento de estas teorías no implica la reducción de los campos que se vinculan dado que cada uno de ellos puede mantener su identidad, y enriquecerse a partir de los vínculos con otros campos de estudio.

En relación con la propuesta anterior, William Bechtel y Andrew Hamilton (2007) han destacado que a partir del establecimiento de vínculos entre campos de investigación pueden originarse nuevos campos de estudio:

> "Las teorías inter-campo a veces sirven simplemente como puente entre disciplinas ya existentes, permitiendo a los practicantes en cada disciplina utilizar técnicas y conocimiento desarrollados en otra. En los casos más interesantes, sin embargo, construir un puente entre diferentes campos o disciplinas resulta en la construcción de una nueva disciplina" (Bechtel y Hamilton 2007, p. 23)[4].

La biología también brindaría ejemplos de estos casos, tal como el surgimiento de la biología celular luego de la segunda guerra mundial, a partir de puentes teóricos y metodológicos entre la citología y la bioquímica (Bechtel y Hamilton 2007).

[4] "Interfield theories sometimes serve simply to bridge existing disciplines, allowing practitioners in each discipline to utilize techniques developed and knowledge procured in the other. In the most interesting cases, however, constructing a bridge between fields or disciplines results in the construction of a new discipline." (Bechtel y Hamilton 2007, p. 23)

Por otra parte, Philip Kitcher (1984) propuso un tipo de vínculo entre teorías denominado "extensión explicativa", el cual se daría cuando una teoría explica enunciados que son presupuestos en los patrones de resolución de problemas de otras teorías. Según este autor, éste sería el tipo de relación que se establece entre la genética molecular y la genética clásica. Uno de los principales patrones de resolución de problemas que identifica Kitcher en la genética clásica es el correspondiente a los problemas de genealogías (*pedigree*). La genética molecular vendría a proveer una explicación acerca del vínculo entre el fenotipo y el genotipo, el cual era asumido en el patrón de resolución de problemas de genealogías de la genética clásica. Si bien el tipo de relación entre subdisciplinas propuesto por Kitcher se opone a la reducción entre teorías, se vislumbra en esta propuesta el objetivo de continuar buscando algún tipo de unificación de la biología, mediante relaciones no reductivas entre teorías.

Más recientemente, otras propuestas para el estudio de las relaciones entre campos de estudio se han centrado en el análisis de otros elementos o ítems epistémicos, diferentes a las teorías, a partir de los cuales se vincularían diferentes campos. Una de estas propuestas es la de "agendas de problemas" de Alan Love (2008, 2010), la cual se vincula además con el caso de la evo-devo. Las "agendas de problemas" son conjuntos de preguntas interrelacionadas (y asociadas a determinados criterios de adecuación explicativa), los cuales coordinan las investigaciones científicas. En particular, los problemas complejos, requerirían del aporte de varias disciplinas para su estudio, originándose así abordajes multidisciplinarios. En estos casos, las agendas de problemas podrían contribuir a clarificar cuáles serían los aportes específicos de diferentes subdisciplinas a dichos problemas, y a estructurar de esa manera la integración requerida. Love analiza con este modelo el problema de las novedades o innovaciones evolutivas (Love 2008), las cuales constituyen, como veremos a lo largo de la Tesis, uno de los principales temas de la evo-devo. Las innovaciones serían un problema al cual la TSE no habría dado una respuesta satisfactoria. El análisis de Love en términos de la agenda de problemas permitiría especificar qué aportes podrían brindar diferentes subdisciplinas al estudio de ese problema en el marco de la evo-devo. Por ejemplo, la paleontología podría aportar datos referentes a patrones filogenéticos mientras que la biología del desarrollo

podría aportar las causas que generan durante el desarrollo variaciones relevantes para el origen de las innovaciones, entre otros aportes (Love 2008, 2010).

Otras propuestas actuales que indagan la integración mediante elementos diferentes a las teorías se han centrado en el estudio de los mecanismos involucrados en las explicaciones científicas. La noción de mecanismo ha sido fundamental en la ciencia y la filosofía. Recientemente, la corriente denominada 'nueva filosofía mecanicista' (Skipper y Millstein 2005) ha otorgado a los mecanismos un rol central en el estudio de las explicaciones científicas, a partir del reconocimiento de la importancia que ellos tienen en la investigación y la exploración de las causas de los fenómenos biológicos. En este sentido, Lindley Darden (2005), ha indagado la relación que se ha establecido entre la genética mendeliana y la biología molecular a partir del estudio de los mecanismos propuestos en esas subdisciplinas. Esta autora propuso que esas subdisciplinas habrían progresado, fundamentalmente, mediante el descubrimiento de nuevos mecanismos (destacándose, en el primer caso, la meiosis como mecanismo involucrado en la herencia, y en el segundo, diversos mecanismos genético-moleculares también vinculados con ese fenómeno). Darden se basó principalmente en dos elementos que conformarían los mecanismos: las entidades involucradas en los mismos y la organización temporal de las actividades de esas entidades[5]. En base al análisis de esos elementos, la autora concluyó que las principales explicaciones de la genética clásica no se reducirían a las de la biología molecular porque cada una de estas subdisciplinas estudia mecanismos diferentes, los cuales involucran a diferentes entidades (cromosomas en el primer caso, y diversas entidades moleculares en el segundo), y se desarrollan en distintos períodos temporales (secuencialmente). Por el contrario, la biología molecular vendría a proponer mecanismos que dan contenido a las 'cajas negras' que habían sido notadas por la genética mendeliana (tales como la replicación del ADN, la mutación, la expresión génica y la síntesis de proteínas). Por lo tanto, los mecanismos de ambas subdisciplinas actuarían en forma integrada y de manera secuencial en la producción de un mismo fenómeno (la herencia), vinculándose así en la explicación del mismo. De esta manera, ambas subdisciplinas

[5] Como veremos en el Capítulo IV de la presente Tesis, esos elementos han sido centrales en varias definiciones de mecanismos (Craver 2001, Skipper y Millstein 2005, Barros 2008, Glennan 2009, Chao *et al.* 2013).

resultan integrarse a través de los mecanismos que aborda cada una de ellas. Retomaremos esta propuesta y el análisis de integración mediante mecanismos a lo largo de la Tesis.

De esta manera, las propuestas mencionadas han avanzado en el estudio de diversos tipos de elementos epistémicos que podrían vincular e integrar diferentes campos de estudio. En particular, Todd Grantham (2004) e Ingo Brigandt (2010) han destacado la posibilidad de estudiar la unidad o integración entre campos de estudio focalizando en los diversos tipos de interconexiones entre ellos. Desde esta perspectiva, dos campos estarán más integrados cuanto mayor sea el número o la importancia de las interconexiones, tanto teoréticas como prácticas, que los vinculan. Las conexiones teoréticas incluyen relaciones entre explicaciones, conceptos u ontologías de diferentes campos, mientras que las prácticas referirían principalmente a la utilización de métodos propios de un campo para testear hipótesis generadas en otro (Grantham 2004). Específicamente, han sido estudiados casos de integración teorética a través de: relaciones parte/todo entre entidades (o procesos) propios de campos diferentes, como la mencionada relación entre genes y cromosomas que constituyó un nexo entre la genética mendeliana y la biología molecular (Darden y Maull 1977); vínculos entre mecanismos estudiados por diferentes subdisciplinas (Darden 2005); relaciones entre generalizaciones o explicaciones propias de diferentes campos, tales como la extensión explicativa propuesta por Philip Kitcher (1984); y diversos tipos de relaciones ontológicas entre entidades y/o procesos propios de diferentes campos, como la especificación de la naturaleza física de un procesos o entidad de otro campo, vínculos causales (en los cuales las entidades postuladas en un campo proveen las causas de efectos indagados en otro), o de estructura-función (en el cual un campo investiga la estructura de entidades o procesos cuya función es estudiada por otro campo) (Darden y Maull 1977, Grantham 2004), entre otros. Así, las propuestas de indagación de las posibles interconexiones de muy diferente tipo entre campos de estudio brindan un marco amplio y versátil para explorar las distintas formas en las cuales pueden relacionarse e integrarse diferentes subdisciplinas.

Una característica importante de estas propuestas para estudiar la integración entre campos de estudio mediante diversas interconexiones es que tal integración se concibe como un fenómeno local, que se da entre algunas subdisciplinas o disciplinas en función de un propósito particular, a diferencia del ideal de unificación general de las ciencias

asociado generalmente a los modelos clásicos de reducción inter-teórica (Grantham 2004, García 2006, Love 2008, Brigandt 2010). En contraposición, en estos nuevos modelos, el establecimiento de relaciones teoréticas y/o prácticas estables entre subdisciplinas no es incompatible con que cada una de ellas mantenga además su propia identidad. De esta manera, la búsqueda de 'principios puente' entre teorías que permitan la reducción de una de ellas a otra deja paso a la posibilidad de una exploración más amplia y diversa de elementos integradores como forma de estudiar las posibles vinculaciones entre campos de estudio.

A su vez, la investigación amplia de diversos ítems epistémicos que puedan vincular diferentes campos de estudio se muestra como particularmente pertinente para indagar la pluralidad de relaciones subdisciplinares presentes en la biología actual, dada la gran diversidad y complejidad de las mismas. En particular, en el caso específico que nos proponemos abordar en la presente Tesis, en la evo-devo confluyen diferentes subdisciplinas cuyos vínculos previos a esta propuesta de integración han sido sumamente complejos. Es por ello que indagar de qué manera y en qué medida se integran esas subdisciplinas en este nuevo campo resulta un tema sumamente interesante. Además, como desarrollaremos, la evo-devo comprende a su vez una diversidad significativa de temas y programas de investigación, lo cual contribuye a generar un panorama complejo para abordar la cuestión de las relaciones entre áreas del saber en este campo de estudio. Cabe mencionar también la dificultad de identificar teorías propias de la evo-devo (cfr. Caponi 2012). Así, a partir del reconocimiento de la gran diversidad y complejidad interna de este campo, parece adecuado abordar el objetivo de analizar la integración de diferentes subdisciplinas en la evo-devo mediante una exploración amplia de elementos o ítems epistémicos que puedan estar funcionando en este caso como nexos o interconexiones entre esas subdisciplinas. Una de las virtudes de este enfoque es que nos permitirá investigar diversos temas que resultan particularmente relevantes en términos de los propios objetivos de la evo-devo, sin la utilización de modelos abstractos a los cuales deba adecuarse *a priori* nuestro análisis. De esta manera, nos proponemos a lo largo de la Tesis indagar en qué medida y de qué modo se da la integración entre diferentes subdisciplinas en la evo-devo a través de la exploración y análisis de diversos tipos de interconexiones. A continuación presentaremos los temas y objetivos específicos mediante los cuales analizaremos la

integración entre diferentes subdisciplinas biológicas en la evo-devo y la metodología que utilizaremos para llevar a cabo esta investigación.

Objetivos y metodología

Como adelantamos, nuestro **objetivo general** es investigar en qué medida y de qué manera se integran las diferentes subdisciplinas que forman parte de la evo-devo. El camino elegido para ello es la indagación de ciertos temas particularmente relevantes en función de los propios objetivos de la evo-devo, utilizando como herramienta heurística la interacción entre el nivel conceptual de análisis y el disciplinar (Love 2003). En particular, nos centraremos en el análisis de cuatro tópicos: la incorporación de un enfoque complejizante en evo-devo, los nuevos roles del ambiente en este campo de estudio, la presencia e integración de causas próximas y últimas en evo-devo y, finalmente, la integración del estudio de procesos con características temporales marcadamente diferentes. Para investigar estos temas nos basamos fundamentalmente en el análisis bibliográfico de una diversidad de fuentes (trabajos científicos, libros especializados y libros de texto)[6] referentes a los campos de estudio involucrados en la Tesis (biología evolutiva, biología del desarrollo, evo-devo y otras propuestas actuales de ampliación de la teoría sintética de la evolución), procurando relevar la bibliografía más relevante y de los principales autores de cada una de esas áreas. A partir de esta bibliografía, efectuamos diferentes tipos de análisis para indagar cada uno de los tópicos enumerados. A continuación, describiremos los **objetivos particulares** referentes a cada una de las temáticas seleccionadas y mencionaremos brevemente el tipo de análisis efectuado.

En primer lugar, en el Capítulo I, describiremos brevemente cómo se han vinculado el estudio de la evolución biológica y del desarrollo ontogenético de los organismos con anterioridad al surgimiento de la evo-devo, y presentaremos los campos de estudio que abordaremos a lo largo de la Tesis (biología evolutiva, biología del desarrollo y evo-devo).

[6] Con respecto a los libros de texto, cabe mencionar (como ha considerado también Love (2010)) que, si bien éstos pueden presentar una visión simplificada de la práctica científica, también expresan cierto consenso dentro de un campo de estudio y abarcan de manera considerablemente adecuada los conceptos y el contenido empírico del mismo

En el Capítulo II, analizaremos en qué medida puede afirmarse que la evo-devo presenta un abordaje complejizante de los fenómenos que estudia. Este tópico resulta de interés, por una parte, porque diversos autores han destacado que la integración entre subdisciplinas surge como un camino para abordar problemas complejos o generar enfoques complejizantes para estudiar ciertos temas (Morin 2002 [1983] y 2004, García 2006, Love 2008). Por otra parte, la evo-devo ha sido presentada por algunos autores como un enfoque complejizante de la evolución (Robert 2003, Griesemer *et al.* 2005, Laubichler y Maienschein 2007, Love 2008), pero el significado específico de tal afirmación no suele ser explicitado (Rendón *et al.* 2012, Rendón 2013). Por lo tanto, en el Capítulo II buscaremos identificar elementos complejizantes y analizar en qué medida éstos se incorporan en los principales programas de investigación de la evo-devo. Además, en este capítulo nos explayaremos en la presentación de los diferentes programas de investigación que conforman la evo-devo, exponiendo conceptos y elementos que retomaremos a lo largo de los capítulos subsiguientes.

En los Capítulos III, IV y V exploraremos de qué manera se abordan distintos tópicos en diferentes programas de investigación de la evo-devo, tratando de reconocer los aportes de la biología evolutiva (tanto micro como macroevolutiva) y la biología del desarrollo en esos programas. A partir de este análisis nos proponemos extraer conclusiones acerca de la forma en que se integran el estudio de la microevolución, la macroevolución y el desarrollo ontogenético de los organismos en la evo-devo. Además, a lo largo de cada capítulo, distinguiremos algunas de las novedades o cambios epistémicos que han surgido en este campo de estudio respecto de los tópicos que estudiaremos.

En particular, en el Capítulo III indagaremos cómo se ha presentado y conceptualizado la relación entre los organismos y el ambiente en la evo-devo y en las subdisciplinas biológicas que la conforman. Este elemento ha sido un tema central en la biología evolutiva (principalmente, en la teoría de la selección natural). Analizaremos en este capítulo los cambios epistémicos que surgen respecto de este tema en la evo-devo y cómo se integran diferentes enfoques acerca de la relación de los organismos con su ambiente en este campo de estudio.

Por otra parte, en el Capítulo IV, nos proponemos indagar de qué manera se abordan en la evo-devo las causas próximas y últimas de los procesos estudiados, y qué tipo de

vínculo se establece entre ellas. Con este fin, en una primera instancia, presentaremos brevemente la distinción entre ambos tipos de causas (desarrollada principalmente por Ernst Mayr), y analizaremos cómo éstas se presentan en la biología evolutiva y en la biología del desarrollo. Luego vincularemos la distinción entre causas próximas y últimas con la correspondiente a diferentes tipos de mecanismos fundamentales en el estudio de la evolución, y analizaremos cómo se relacionan entre sí tales mecanismos en diferentes programas de investigación de la evo-devo.

A su vez, en el Capítulo V, analizaremos las características temporales propias de los procesos evolutivos y ontogenéticos, y de qué manera éstas se vinculan entre sí en los diferentes programas de investigación de la evo-devo. El análisis de la temporalidad de los procesos investigados desde la evo-devo resulta de sumo interés debido a su objetivo de integrar fenómenos que presentan características temporales marcadamente diferentes, tal como ocurre con el desarrollo ontogenético, la micro y la macroevolución. En este sentido, si bien han sido señaladas y analizadas algunas diferencias conceptuales entre las subdisciplinas que busca integrar la evo-devo (Amundson 2005, Laubichler y Maienschein 2007), las diferencias temporales entre los procesos estudiados han sido escasamente exploradas. Es por ello que en la presente Tesis nos proponemos profundizar en este tópico.

Finalmente, en el Capítulo VI, realizaremos un análisis en conjunto de los resultados obtenidos en cada capítulo de la Tesis con el fin de extraer conclusiones generales acerca de la evo-devo como campo complejizante e integrador de diferentes enfoques y subdisciplinas biológicas. Retomaremos para ello algunos de los modelos de relaciones subdisciplinares que fueron presentados en esta primera sección, tratando de reconocer la presencia de algunos de sus elementos en la estructura de la evo-devo, así como las estrategias integradoras implementadas.

Introducidos los objetivos, la metodología y la estructura de la Tesis, en el siguiente capítulo comenzaremos con la presentación de los principales campos de investigación que abordaremos y de los vínculos que han existido entre el estudio de la evolución y el desarrollo ontogenético de los organismos.

Capítulo I. Evolución y desarrollo: una relación compleja. De la marginalización de la embriología en la teoría sintética de la evolución a su integración en evo-devo

En este primer capítulo presentaremos las principales áreas de estudio que abordaremos a lo largo de la Tesis. En la sección siguiente (I.1), introduciremos brevemente las dos áreas del saber principales que confluyen en la evo-devo: la biología evolutiva y la biología del desarrollo. Específicamente, en la sección I.1.1, reseñaremos los vínculos que se han establecido entre la biología evolutiva (en particular, el marco de la TSE) y la embriología hasta la década de 1960. En la sección I.1.2 expondremos brevemente la distinción entre causas próximas y últimas propuesta por Ernst Mayr, la cual, como veremos, ha jugado un importante papel en la historia de los vínculos entre ambas subdisciplinas. En la sección I.1.3 presentaremos a la biología del desarrollo, denominación que adquiere hacia la década de 1960, en diversos ámbitos, la subdisciplinas que estudia los procesos de desarrollo ontogenético de los organismos. Por último, en la sección I.2 presentaremos las propuestas de ampliación y revisión de la TSE que surgieron hacia la década de 1970, y a la evo-devo.

I.1. El estudio de los procesos evolutivos y ontogenéticos: encuentros y desencuentros

I.1.1. Evolución y desarrollo: de la integración a la separación en la teoría sintética de la evolución

En esta sección realizaremos un breve recorrido histórico de los principales abordajes de la evolución y del desarrollo ontogenético de los organismos, centrándonos en los vínculos entre el estudio de ambos temas. Comenzando con los procesos de desarrollo ontogenético de los organismos (los cuales, en un sentido amplio, comprenden los cambios que ocurren a lo largo de la vida, desde la fecundación hasta la muerte), pueden reconocerse indagaciones al respecto desde la Antigüedad en diferentes culturas, tales como los estudios de Aristóteles acerca del desarrollo de los embriones de pollo (Rostand 1956). También han sido documentadas investigaciones y discusiones referentes a la generación y

al desarrollo de los organismos a lo largo de la Edad Media y, principalmente, durante la Modernidad (Rostand 1956, Coleman 1983). Particularmente, durante el siglo XIX, proliferaron diversas investigaciones dirigidas a la comprensión del desarrollo ontogenético y la morfología de los organismos. Entre ellas, se destacan las propuestas de los naturalistas y filósofos alemanes influidos por la *Naturphilosophie* (Gould 1977, Coleman 1983). Los autores de esta corriente, basándose en el principio de unidad de las leyes que gobiernan los procesos naturales, propusieron la existencia de cierto paralelismo entre las etapas del desarrollo ontogenético y la serie de formas adultas (Gould 1977, Coleman 1983). De este modo, el estudio del desarrollo y la morfología comenzó a integrar también preguntas y propuestas relativas a lo que luego se denominarían como procesos evolutivos. El abordaje de procesos ontogenéticos y evolutivos en forma integrada durante el siglo XIX puede reconocerse en varios autores, tales como Ernst Haeckel, entre otros (Gould 1977, Rinard 1981, Rasmussen 1991, Hossfeld y Olsson 2003, Rendón y Folguera 2011). Haeckel resumió la relación entre procesos ontogenéticos y filogenéticos en la denominada "ley biogenética", la cual postulaba básicamente que cada organismo pasa, a través de su ontogenia, por estadios que representan a sus ancestros filogenéticos. En este contexto, cabe aclarar que han existido diversas interpretaciones acerca del significado y el alcance que Haeckel atribuía a dicha ley (Gould 1977, Rinard 1981, Rasmussen 1991). Más allá de tales discusiones, el estrecho vínculo entre los procesos ontogenéticos y filogenéticos fue una de las bases de la propuesta metodológica haeckeliana de estudio de la filogenia a través de la investigación del desarrollo ontogenético. Además, la evolución y el desarrollo ontogenético parecían ser considerados por Haeckel como un *continuum* de procesos de 'desarrollo': en el primer caso, se trataría del desarrollo del individuo genealógico abstracto y, en el segundo, del individuo morfológico concreto (Gould 1977, 2002). En este sentido, cada uno de esos procesos parece haber sido comprendido por este autor como un nivel de una jerarquía de procesos de desarrollo (Gould 1977, Rinard 1981). A su vez, Haeckel propuso, una jerárquica para el estudio de la forma orgánica en la cual las entidades de todos los niveles eran consideradas como individuos morfológicos (Rinard 1981, Gould 2002). Respecto de este enfoque de los procesos biológicos, cabe destacar que la noción de

organización jerárquica de lo vivo posee una historia antigua, siendo incluso omnipresente en la biología actual (y será también un elemento subyacente a lo largo de toda la Tesis)[7].

Por otra parte, centrándonos en el estudio de la evolución, es también en el siglo XIX cuando cobra gran relevancia la exploración y discusión de los cambios de la vida a lo largo de su historia, esto es, los cambios evolutivos. Es en ese contexto que Charles Darwin propuso en *El origen de las especies* (1859) su teoría evolutiva, en la cual asignó a la selección natural un papel fundamental en la explicación de los cambios que sufren los organismos a lo largo del tiempo. Si bien Darwin reconoció en esa obra el papel de factores estructurales 'internos' a los organismos en la evolución, su teoría privilegió la interacción de éstos con el ambiente para explicar los cambios evolutivos (Darwin 2005 [1859], Amundson 2005). Además, este autor destacó que la embriología podría proveer las mejores evidencias de la evolución, contribuyendo así, en cierto sentido, con las propuestas que indagaban las relaciones entre los procesos ontogenéticos y filogenéticos (Hall 2003).

Sin embargo, en los años subsiguientes, el estudio de los procesos filogenéticos comenzó a separarse del de los ontogenéticos. En particular, la ley biogenética de Haeckel fue duramente criticada y desacreditada, al igual que otras propuestas que habían indagado la relación entre ambos tipos de procesos (Gould 1977, Rasmussen 1991, Churchill 2007). Estas críticas se produjeron en un contexto en el cual comenzaron a implementarse en el estudio de la embriología y la morfología metodologías cada vez más experimentales y con un enfoque marcadamente mecanicista. Este cambio fue acompañado de fuertes críticas a las propuestas anteriores, las cuales fueron consideradas como meramente descriptivas y especulativas (Coleman 1983, Rasmussen 1991, Love y Raff 2003, Raff y Love 2004, Amundson 2005). Desde las nuevas subdisciplinas se destacó la importancia de la experimentación y la búsqueda de causas mecánicas de los procesos de desarrollo ontogenético, en contraposición al enfoque histórico de tales procesos propio de la 'vieja' embriología (Gould 1977, Coleman 1983, Rasmussen 1991, Churchill 2007). Además de una tendencia general hacia la implementación de enfoques experimentales en este periodo, también fue acentuándose la diferenciación de áreas de estudio abocadas a la investigación

[7] Brevemente, puede definirse una jerarquía como un sistema formado por múltiples niveles (Ahl y Allen, 1996), los cuales guardan cierta relación de orden entre sí. En principio, la idea de jerarquía no implica relaciones de prioridad y/o dependencia entre los niveles que la conforman. Siguiendo a Bunge (1961, 2004) cada nivel de una jerarquía presenta un conjunto de particularidades, a la vez que cierta autonomía respecto de los otros, lo cual permite, en principio, el estudio de cada uno de ellos en forma independiente.

de procesos y temas específicos relativos a los seres vivos. Así, la investigación de los procesos ontogenéticos fue separándose de la correspondiente a los procesos evolutivos (Coleman 1983, Raff y Love 2004, Amundson 2005, Laubichler y Maienschein 2007).

Paralelamente, con respecto al estudio de la evolución, el panorama hacia fines del siglo XIX y principios del XX, era el de una diversidad de teorías evolutivas, entre las cuales la darwiniana no tenía un papel principal. Posteriormente, en la década de 1930, luego del denominado "eclipse del darwinismo" (Bowler 2005), se consolidó un marco teórico unificador para el estudio de la evolución biológica: la teoría sintética de la evolución (TSE). La TSE seleccionó y organizó un conjunto de conceptos y teorías evolutivas. Si bien esta síntesis reunió aportes provenientes de diversas subdisciplinas, la genética mendeliana y la genética de poblaciones tuvieron en ella un rol fundamental (Ruse 1973). Desde la TSE se concibió a la evolución como cambio en la composición genética de una población, de forma tal que los mecanismos que explicarían tales cambios serían los propios de la genética de poblaciones (Ridley 2004, Amundson 2005)[8]. En palabras de Dobzhansky, uno de los principales artífices de la TSE: "Como la evolución es el cambio en la composición genética de una población, los mecanismos de la evolución constituyen problemas de la genética de poblaciones" (Dobzhansky 1937, p. 11, en Amundson 2005, p. 176)[9]. De esta manera, la TSE se centró en la indagación del ámbito microevolutivo, esto es, la evolución de las poblaciones, priorizando el nivel genético (Amundson 2005).

¿Qué ocurrió entonces con el vínculo entre la embriología y la biología evolutiva en este periodo de consolidación y auge de la TSE? Tanto la embriología como la morfología ocuparon en ese marco teórico roles menores o marginales (Amundson 2005, Love 2006b). Por ejemplo, con respecto a la morfología, se ha afirmado que:

> "Para muchos ha parecido enigmático que la morfología no contribuyera virtualmente en nada a la teoría sintética de la evolución. (…) La morfología ha contribuido tan poco principalmente porque ha tenido muy poco para contribuir. Es

[8] Debemos destacar que dentro de la TSE pueden encontrarse posturas divergentes respecto de varios temas y supuestos. Nos referiremos generalmente a lo largo de la Tesis a las posiciones que han sido dominantes dentro de la síntesis.

[9] "Since evolution is a change in the genetic composition of populations, the mechanisms of evolution constitute problems of population genetics." (Dobzhansky 1937, p. 11, en Amundson 2005, p. 176).

> una ciencia descriptiva de la forma, y sólo cuando se une con otras disciplinas nos dice algo acerca de las causas (…) La morfología tiende a ser la clase de disciplina que seguirá, en lugar de liderar, el desarrollo de la teoría evolutiva" (Ghiselin 1980, en Love 2006b, p. 319)[10].

La morfología presentaría entonces un rol meramente descriptivo dentro de la biología evolutiva, en la medida en que puede ofrecer evidencias de patrones históricos pero no brindar explicaciones causales del cambio evolutivo. En este sentido, la TSE se centró en el estudio de los mecanismos de cambio genéticos en las poblaciones, asumiendo además, en términos generales, una relación directa entre el genotipo y el fenotipo de los organismos (Amundson 2005). Así, en la conformación de la TSE, parecería haberse producido una síntesis conceptual en la cual fue considerada la significación de los conceptos de diferentes subdisciplinas para otras (Love 2003). Esto implicó la exclusión de temas y enfoques propios de la morfología, en función de los propios objetivos explicativos de la síntesis.

Por otra parte, la historia de la marginalización de la embriología en el marco de la TSE es compleja y ha sido sumamente discutida (Gilbert *et al.* 1996, Fox Keller 2000, Amundson 2005, entre otros). En términos generales, el rol secundario de la embriología en ese marco teórico se ha relacionado con el propio lugar central ocupado por la genética dentro de la TSE, entre otros factores (incluyendo la propia decisión de importantes embriólogos de no participar de la síntesis). En función de nuestros objetivos, no profundizaremos aquí en esa extensa historia, sino que solamente mencionaremos brevemente algunos elementos involucrados en las explicaciones referentes a la manera en que la genética habría eclipsado, en cierta medida, a la embriología en esta época. Desde sus comienzos, la genética fue desarrollando un discurso exitoso acerca de la "acción de los genes" (Fox Keller 2000), los cuales fueron considerados como agentes causales de los procesos de desarrollo y de los rasgos de los organismos (Rasmussen 1991). Desde esa nueva subdisciplina comenzaron así a traducirse problemas y preguntas propios de la embriología y la morfología a un nuevo lenguaje, y a investigarse desde un enfoque

[10] "To many it has seemed enigmatic that morphology contributed virtually nothing to the synthetic theory of evolution (…) Morphology has contributed so little primarily because it has had so little to contribute. It is a descriptive science of form, and only when conjoined with other disciplines does it tell us anything about causes (…) morphology tends to be the sort of discipline that will follow, rather than lead, in the development of evolutionary theory" (Ghiselin, 1980, p. 181, en Love 2006b, p. 319).

diferente al de aquellos 'viejos' campos de estudio. Por ejemplo, en el Congreso Internacional de Genética de 1932, se afirmaba:

> "Uno de los problemas centrales de la biología es el de la diferenciación: ¿cómo se desarrolla un huevo hasta convertirse en un organismo multicelular complejo? Ese es, desde luego, el gran problema tradicional de la embriología; pero también aparece en genética con la forma de esta pregunta: ¿Cómo producen los genes sus efectos?" (Sturtevant 1932, en Fox Keller 2000, p. 32).

En este mismo sentido, unos años antes, Thomas Morgan había comenzado a sugerir el tipo de relación que parecía quedar establecida entre la genética, la embriología y la evolución:

> "La teoría del gen, tal como se formula aquí, no afirma nada con respecto a la forma en que los genes están conectados con el producto final o carácter. La ausencia de información relacionada con este intervalo no significa que el proceso de desarrollo embrionario no sea de interés para la genética (…) pero sigue vigente el hecho de que la selección de los caracteres en sucesivas generaciones puede explicarse en la actualidad sin hacer referencia al modo en que el gen afecta el desarrollo" (Morgan 1926, en Fox Keller 2000, p. 25).

De esta manera, los genetistas se centraron en la investigación de la acción de los genes, dejando de lado, en cierta medida, el estudio del desarrollo ontogenético propiamente, es decir, de los cambios en diversos niveles de organización que involucran esos procesos (Fox Keller 2000, Amundson 2005). Así, el discurso desarrollado desde la genética habría contribuido a la separación entre la embriología y la evolución en el marco de la TSE, la cual se mantuvo durante gran parte del siglo XX (Gilbert *et al.* 1996, Fox Keller 2000, Raff y Love 2004, Amundson 2005).

A su vez, otro elemento vinculado con la separación entre el estudio de la evolución y de los procesos ontogenéticos que destacaremos aquí es la propuesta teórica de distinción entre causas próximas y últimas. Esta distinción, desarrollada principalmente por Ernst Mayr, cobra gran relevancia hacia la década de 1960. Dado que este será una de los temas

en los cuales profundizaremos en la Tesis, dedicaremos la sección siguiente a la presentación de esta propuesta.

I.1.2. La distinción entre causas próximas y causas últimas. Sus implicancias respecto de la relación entre la evolución y la embriología

Un elemento que ha sido sumamente relevante en las discusiones acerca del vínculo entre la embriología y la evolución es la distinción entre causas próximas y últimas desarrollada principalmente por Ernst Mayr. Mayr presenta esta distinción en su clásico trabajo *Cause and effect in Biology*, en 1961. En dicha publicación, este autor diferencia dos grupos de subdisciplinas dentro de la biología, los cuales constituirían dos áreas separadas: la biología funcional y la biología evolutiva. Estos dos campos diferirían en sus métodos, preguntas y conceptos básicos. En palabras de Mayr:

> "El biólogo funcional estudia principalmente la operación e interacción de elementos estructurales, desde moléculas hasta órganos y organismos enteros. Su pregunta repetida es '¿cómo?', cómo algo opera, cómo hace su función (…). El biólogo funcional intenta aislar los componentes particulares que estudia, y en cada estudio usualmente trata con un solo individuo, un solo órgano, una sola célula o parte de la célula. (…) La técnica privilegiada del biólogo funcional es el experimento y su aproximación es esencialmente la misma que la del físico y el químico (…). El biólogo evolutivo difiere en su método y en el problema en que se interesa. Su pregunta básica es '¿por qué?'. Cuando decimos '¿por qué?' debemos tener siempre presente la ambigüedad de este término. Éste puede significar '¿cómo algo llegó a ser?', pero también puede significar el finalista '¿para qué?'. Es obvio que el evolucionista tiene en mente el histórico '¿cómo algo llegó a ser?' cuando pregunta '¿por qué?' " (Mayr 1961, p. 1502)[11].

[11] "The functional biologist is vitally concerned with the operation and interaction of structural elements, from molecules up to organs and whole individuals. His ever-repeated question is 'How?' How does something operate, how does it function? (…) The functional biologist attempts to isolate the particular component he studies, and in any given study he usually deals with a single individual, a single organ, a single cell, or a single part of a cell. (…) The chief technique of the functional biologist is the experiment, and his approach is essentially the same as that of the physicist and the chemist. (…) The evolutionary biologist differs in his

A su vez, si bien estas 'dos biologías' tendrían algunos puntos en común, constituirían áreas de investigación relativamente independientes, por lo que cualquier biólogo estaría ocupado en sus investigaciones con problemas de una sola de ellas. Además, Mayr profundiza la distinción de las dos biologías asociando cada una de ellas al estudio de diferentes tipos de causas de los fenómenos biológicos. Utilizando el ejemplo de la migración de las aves, el autor afirmará que:

> "(…) hay un conjunto de causas inmediatas de la migración, que consisten en la condición fisiológica del ave interactuando con el fotoperiodo y la caída de la temperatura. Podemos llamar a éstas causas 'próximas' de la migración. Las otras dos, la falta de comida durante el invierno y la disposición genética del ave son las causas 'últimas'. Estas son causas que tienen una historia y que han sido incorporadas en el sistema a través de muchos miles de generaciones de selección natural. Es evidente que la biología funcional se ocupa del análisis de causas próximas, mientras que a la biología evolutiva le concierne el análisis de causas últimas. Este es el caso con casi cualquier fenómeno biológico que queramos estudiar. Siempre hay un conjunto de causas próximas y un conjunto de causas últimas; ambos deben ser estudiados e interpretados para una comprensión completa de cualquier fenómeno." (Mayr 1961, p. 1503)[12].

---

method and in the problems in which he is interested. His basic question is 'Why?' When we say 'why' we must always be aware of the ambiguity of this term. It may mean 'how come?', but it may also mean the finalistic 'what for?' It is obvious that the evolutionist has in mind the historical 'how come?' when he asks 'why?'" (Mayr 1961, p. 1502)

[12] "(…) there is an immediate set of causes of the migration, consisting of the physiological condition of the bird interacting with photoperiodicity and drop in temperature. We might call these the *proximate* causes of migration. The other two causes, the lack of food during winter and the genetic disposition of the bird, are the *ultimate* causes. These are causes that have a history and that have been incorporated into the system through many thousands of generations of natural selection. It is evident that the functional biologist would be concerned with analysis of the proximate causes, while the evolutionary biologist would be concerned with analysis of the ultimate causes. This is the case with almost any biological phenomenon we might want to study. There is always a proximate set of causes and an ultimate set of causes; both have to be explained and interpreted for a complete understanding of the given phenomenon." (Mayr 1961, p. 1503).

A pesar de esta última afirmación, Mayr insistiría a lo largo de los años en que los dos tipos de causas deben ser estudiadas en forma separada por diferentes subdisciplinas. En este sentido, ya en la década de 1990, este autor sostendrá que:

> "Toda la fisiología, la mayor parte de la biología molecular, la morfología funcional, la biología del desarrollo, y la genética fisiológica encajan mejor en las causas próximas. La biología evolutiva, la genética de la transmisión, la etología, la sistemática, la morfología comparativa, y la ecología encajan mejor en la causalidad evolutiva" (Mayr 1997b, p. 119)[13].

Asimismo, para comprender la relación entre la distinción próximo-último y la marginalización de la embriología y la evolución en el marco de la TSE, resulta necesario mencionar el contexto académico en el cual Mayr decidió exponer la distinción en la década de 1960. Tal como él y otros autores (Beatty 1994) han destacado, hacia las primeras décadas del siglo XX eran comunes las discusiones en las cuales se consideraba a las explicaciones funcionales y evolutivas como excluyentes. En esa época, algunos autores rechazaban la "especulación evolutiva", en contraposición a los abordajes propios de la fisiología, y sostenían que la biología necesitaba los métodos y puntos de vista de la física (Beatty 1994). Mayr retoma estas discusiones en la década de 1960, en un contexto en el cual la biología evolutiva comenzaba a verse, en cierto sentido, desplazada por la exitosa biología molecular (subdisciplina que tenía estrechos vínculos con la química y la física). Como recordaba el propio Mayr acerca de esa época: "Aquello fue cerca del comienzo del surgimiento de la biología molecular y requirió de vigilancia constante evitar que todos los recursos financieros y nuevos puestos sean dados a este nuevo campo" (Mayr 1982, citado

[13] Tal correspondencia es inmediatamente matizada por Mayr. Por ejemplo, en el caso de la genética, el autor distingue a la genética de la transmisión y la genética de poblaciones de la genética fisiológica, dado que mientras que ésta última apuntaría al estudio de causas próximas, las primeras estudiarían causas últimas (Mayr 1997b). Otro caso interesante destacado por Mayr es el de la ecología: "La ecología es difícil de ubicar; trata en gran parte con sistemas complejos, y por lo tanto la mayoría de los problemas ecológicos involucran ambas causas, próximas y últimas" (Mayr 1997b, p.120). Esta subdisciplina es destacada por Mayr como una excepción a la clasificación general de las subdisciplinas biológicas entre aquellas que estudian o bien causas próximas o bien causas últimas. El autor destaca que es necesario distinguir en los problemas de la ecología ambos tipos de causas para evitar controversias innecesarias y dar cuenta correctamente de los procesos causales (Mayr 1997b).

en Beatty 1994, p. 348). En este sentido, la insistencia de Mayr en que la biología evolutiva y la funcional (de la cual formaría parte la biología molecular) investigan causas y aspectos diferentes de los procesos biológicos constituyó un argumento para defender la necesidad de que ambas ramas de la biología tuvieran un lugar propio, en un panorama en el cual la biología molecular parecía ganar espacios en detrimento de otras subdisciplinas. En este contexto, Mayr destacó también que mientras que la biología funcional no sería tan diferente en sus métodos, preguntas y tipos de explicación a la física y la química, la biología evolutiva abordaría aspectos característicos de los seres vivos, no reducibles a las explicaciones dadas por aquella otra biología (Mayr 1961,1982)[14].

Sin embargo, si bien en el mencionado contexto de la década de 1960 la distinción próximo-último no parece haberse vinculado con el rol de la embriología en la TSE, esta situación cambió unos años después. Principalmente hacia la década de 1980, Mayr utilizó la distinción en sus respuestas a las críticas hacia la marginalización de la embriología en la TSE, las cuales cobraron fuerza por esa época. En este sentido, Mayr postuló que las propuestas de integración del estudio del desarrollo ontogenético de los organismos con los procesos evolutivos implicaría caer en el error de confundir causas próximas y últimas. El autor insistió en la necesidad de separar la indagación de ambos tipos de procesos aún en la década de 1990, cuando ya habían cobrado importancia las propuestas que terminarían por conformar la evo-devo. En palabras de Mayr:

> "(…) lo que me asombra es en qué cantidad de la literatura actual esa distinción es aún ignorada o confundida. Debo haber leído en los últimos dos años cuatro o cinco trabajos y un libro acerca de la evolución y el desarrollo. Ahora, el desarrollo, la decodificación del programa genético, es claramente una cuestión de causación próxima. La evolución, está igualmente claro, es un asunto de causación evolutiva.

[14] En este sentido, la distinción próximo-último tuvo al mismo tiempo un rol importante en la defensa efectuada por Mayr de la autonomía de la biología frente a la química y la física, en un contexto en el cual algunos autores sostenían que el enfoque de la biología molecular, estrechamente relacionado con el de esas ciencias, era el más prolífico y adecuado para estudiar lo vivo. Mayr sostuvo entonces que, si bien esto podría ser correcto en relación con el estudio de las causas próximas de los procesos biológicos, no sucedería lo mismo con el de las causas últimas o evolutivas.

Aun así, en todos esos trabajos y ese libro, los dos tipos de causación estaban irremediablemente mezcladas." (Mayr 1994, p. 357)[15].

En resumen, la dicotomía próximo–último ha tenido diversas implicaciones en diferentes debates y discusiones en la biología. Entre ellas, esta distinción fue utilizada para sostener la separación entre la embriología y la biología evolutiva. Así, si bien diversos autores (tales como Richard Goldschmidt, Conrad Waddington, Ivan Schmalhaussen, entre otros) continuaron estudiando las relaciones entre el desarrollo ontogenético de los organismos y la evolución, será recién hacia la década de 1990 cuando cobren fuerza las propuestas de integrar ambos campos de estudio. Antes de ello, tanto la embriología como la biología evolutiva debieron atravesar por diversas transformaciones, las cuales desarrollaremos en las secciones siguientes.

I.1.3. El estudio de los procesos ontogenéticos: de la embriología a la biología del desarrollo

Hacia la década de 1960, la embriología comenzó a sufrir importantes modificaciones entre las cuales se destacó la creciente incorporación de herramientas de la naciente biología molecular, así como un abordaje cada vez más centrado en los aspectos genéticos del desarrollo (Gilbert *et al.* 1996, Fox Keller 2000, Love y Raff 2003, Raff y Love 2004). En paralelo con estas transformaciones, la embriología pasó a adquirir en varios ámbitos la denominación de biología del desarrollo (Fox Keller 2000). Así presenta Scott Gilbert, uno de los principales biólogos del desarrollo, a este campo de estudio: "La biología del desarrollo estudia el comienzo y la construcción de un organismo más que su mantenimiento. Es una ciencia 'del devenir', una ciencia de procesos." (Gilbert 2005, p. 3). En términos generales, tales procesos de construcción referirían principalmente a la morfogénesis (formación de órganos y tejidos), así como a otros procesos que involucran

[15] "(…) what amazes me is, in how much of the current literature that distinction is still ignored or confused. I must have read in the last two years four or five papers and one book on development and evolution. Now development, the decoding of the genetic program, is clearly a matter of proximate causations. Evolution, equally clearly, is a matter of evolutionary causations. And yet, in all these papers and that book the two kinds of causations were hopelessly mixed up." (Mayr 1994, p. 357)

crecimiento y diferenciación a través del ciclo de vida de los organismos. Estas transformaciones se relacionan además con modificaciones fisiológicas y en la expresión génica, por lo cual el estudio de la sucesión de estados transitorios del desarrollo involucra el abordaje de múltiples niveles de organización: genético-molecular, celular, tisular, organísmico, e incluso la relación con algunos factores ambientales que afectan el desarrollo. A su vez, Gilbert (2005) diferencia dentro de la biología del desarrollo tres tipos de aproximaciones o áreas de estudio: la perspectiva anatómica, la experimental y la genética. Según este autor, si bien la primera aproximación habría dado origen a las otras dos, todas ellas persistirían hasta la actualidad, aunque con una importante impronta en todas ellas de la genética molecular. En primer lugar, el enfoque anatómico comprendería tres áreas de estudio: la embriología comparada (centrada en el estudio del cambio anatómico durante el desarrollo de los organismos), la embriología evolutiva (la cual estudiaría de qué manera los cambios en el desarrollo pueden influir en los procesos evolutivos y cómo el linaje de cada especie puede limitar tales cambios) y la teratología (el estudio de las anomalías del desarrollo). En segundo lugar, la embriología experimental surgiría, como hemos mencionado, hacia fines del siglo XIX, cuando la fisiología hace su incursión en la embriología. Por esa época, la embriología suma a las preguntas acerca de la anatomía y la evolución, el estudio de los mecanismos de formación y diferenciación de órganos. El objetivo de este nuevo campo de estudio fue hallar las moléculas y mecanismos que causaban los cambios visibles en el embrión, no solamente mediante la observación sino, principalmente, a través de la experimentación[16]. Dentro de este enfoque, Gilbert distingue tres programas de investigación principales: la biología del desarrollo ambiental, el estudio de la diferenciación celular, y el estudio de la auto-ordenación de las células en tejidos y órganos. Por último, la aproximación genética se originaría prácticamente con la propia genética hacia la década de 1920 (cfr. Love y Raff 2003). También surgiría a partir de allí, como hemos mencionado, cierta hostilidad entre genetistas y embriólogos. Sin embargo algunos importantes autores, tales como Conrad Waddington, insistieron en la integración de ambos campos de estudio, y trabajaron en esta aproximación. Finalmente, hacia la década de 1960, la incorporación de técnicas de la biología molecular permitiría

[16] Love y Raff (2003) realizan un análisis detallado de los diferentes enfoques que pueden distinguirse en la embriología a principios del siglo XIX, rastreando además qué herramientas y temas propios de cada uno de ellos se recuperan en la actual biología del desarrollo y en la evo-devo.

una gran expansión de este enfoque, el cual tiene actualmente un rol fundamental en la biología del desarrollo (Fox Keller 2000).

Por último, hacia fines de la década de 1970, comenzó a adquirir fuerza la reivindicación de la importancia del estudio de los procesos del desarrollo en relación con los procesos evolutivos. Esta reivindicación surgió en un momento particular de la biología evolutiva, en el cual cobraron gran relevancia diversos cuestionamientos hacia la TSE, y también propuestas de ampliación del estudio de la evolución, tal como desarrollaremos a continuación.

I.2. Las propuestas de ampliación de la TSE a partir de la década de 1970: la extensión macroevolutiva y el surgimiento de la evo-devo

Como mencionamos, la TSE otorgó un lugar fundamental a la microevolución y al enfoque genético en el estudio de los procesos evolutivos. A su vez, con respecto a la evolución de los niveles superiores a la población, se consideró básicamente que "[t]odos los procesos y fenómenos correspondientes a la macroevolución y al origen de las categorías superiores pueden remontarse a la variación intra-específica, aun cuando los primeros pasos de estos procesos son generalmente mínimos." (Mayr 1942, p. 298, en Mayr 1982, p. 1120)[17]. Así, serían los propios mecanismos responsables de la microevolución los que generarían los cambios macroevolutivos. Se planteó de este modo un escenario en el cual la explicación de los fenómenos macroevolutivos se reduciría a los mecanismos del ámbito microevolutivo (Folguera y Lombardi 2011). En términos de las relaciones entre subdisciplinas, la genética de poblaciones tendría un papel prioritario en función de su rol explicativo de los cambios macroevolutivos, mientras que la paleontología tendría un rol meramente descriptivo. En la práctica, los fenómenos macroevolutivos, tales como el origen de nuevas especies, la extinción de grandes *taxa*, o los grandes cambios en la historia de la vida, no fueron directamente analizados desde el marco de la TSE.

[17] "All the processes and phenomena of macroevolution and the origin of the higher categories can be traced back to intraspecific variation, even though the first steps of such processes are usually very minute." (Mayr 1942, p. 298, en Mayr 1982, p. 1120).

Sin embargo, hacia fines de la década de 1960 cobraron relevancia diversas críticas a los principales supuestos de la TSE. En principio, a partir de los trabajos de Mooto Kimura, se cuestionó el rol predominante de la selección natural en el ámbito molecular. De allí en más, se inició un período de críticas a algunos de los principales supuesto de la TSE. En particular, desde la paleontología, comenzó a cuestionarse el supuesto de que el cambio en los niveles macroevolutivos puede explicarse a partir de los propios mecanismos microevolutivos (Eldredge y Gould 1972, Gould y Eldredge 1977, Gould 1977, Alberch *et al.* 1979, Gould y Lewontin 1979)[18]. Desde esta corriente de críticas se planteó entonces la necesidad de reconocer mecanismos específicos que den cuenta de los fenómenos propios de los grupos taxonómicos superiores. También se destacó la importancia de los aportes que el enfoque y las metodologías propias de otras subdisciplinas, tales como la paleontología y la morfología, podían realizar al estudio de los procesos macroevolutivos (Eldredge y Gould 1972, Gould y Eldredge 1977, Alberch *et al.* 1979, Wake *et al.* 1983, Seilacher 1984). Desde estas perspectivas se propusieron entonces nuevos modelos teóricos para abordar el estudio de los cambios macroevolutivos, y novedosas hipótesis referentes a la naturaleza de dichos cambios (tales como la teoría de los equilibrios puntuados de Eldredge y Gould (1972)). También se emprendió la búsqueda de mecanismos propios del ámbito macroevolutivo, destacándose principalmente que entidades de niveles superiores (principalmente, las especies) podían funcionar como 'blanco' de la selección, además de aquellas ya reconocidas en el marco de la TSE (organismos y genes fundamentalmente) (Vrba y Gould 1986, Lieberman y Vrba 1995, Folguera y Rendón 2010, Folguera y Lombardi 2011). En resumen, en estas propuestas de ampliación de la TSE se manifestó la búsqueda de un enfoque jerárquico de la evolución, a la vez que se cuestionó la asignación de roles subdisciplinares establecida en la TSE[19].

Pero en esta época las críticas no se limitaron ni al tipo de relación asumida entre la micro y la macroevolución, ni al rol de la paleontología en la TSE. Al mismo tiempo, y con una importante participación de los propios paleontólogos, cobraron fuerza las posturas que reivindicaban la importancia del estudio de los procesos ontogenéticos y de sus vínculos

[18] Si bien este cuestionamiento puede reconocerse anteriormente en diversas propuestas, tales como las de Richard Goldschmidt y Rupert Riedl, entre otros, es hacia principios de la década de 1970 que tales críticas logran gran notoriedad (Gould 2002, Laubichler y Maienschein 2007).

[19] Profundizaremos en la caracterización de las propuestas macroevolutivas a lo largo de la Tesis.

con los procesos evolutivos (Gould 1977, Alberch *et al.* 1979, Hall 1984, Raff y Wray 1989). Si bien con anterioridad a la década de 1970 varios autores abordaron temáticas que incluían aspectos evolutivos relacionándolos con otros propios de los procesos ontogenéticos, se hace visible en ese momento una importante corriente que tendrá gran influencia en el surgimiento de la evo-devo (Alberch *et al.* 1979, Hall 1984, Alberch y Gale 1985, Raff y Wray 1989, McNamara y McKinney 2005). En este sentido, la publicación de *Ontogeny and Phylogeny* de Stephen Jay Gould en 1977 se ha considerado como un hito en el camino que culminaría con el surgimiento de la evo-devo hacia fines de la década de 1990 (Hall 2003). En esa obra Gould destaca los vínculos entre los procesos ontogenéticos y los evolutivos recuperando específicamente el estudio de las heterocronías, esto es, de "[l]os cambios en el momento de aparición relativo, y en la velocidad de desarrollo, de caracteres ya presentes en ancestros" (Gould 1977, p. 2)[20]. Las heterocronías serían mecanismos que generan paralelismos entre ontogenia y filogenia. Gould destaca que si estos paralelismos han sido significativos en la historia de la vida, entonces las heterocronías serían fenómenos importantes a considerar en el estudio de la evolución. Para analizar las heterocronías, este autor propuso un modelo basado en mediciones alométricas (forma y tamaño en ancestros y descendientes), es decir, un método basado en la morfología. Gould destacó la importancia de estas metodologías, remarcando que:

> "Los datos clásicos acerca de la heterocronía han sido ampliamente ignorados y considerados como anticuados. Pero creo que ellos tienen un rol central para jugar en las crecientes discusiones acerca del significado evolutivo de los cambios en la regulación génica. Predigo que este debate se constituirá en el tema más importante de la biología evolutiva de la década de 1980. También creo que la comprensión de la regulación será central en cualquier re-acercamiento entre la biología molecular y la biología evolutiva; porque una síntesis de las dos biologías seguramente tendrá lugar, si es que ocurre, en el campo común del desarrollo" (Gould 1977, p. 408)[21].

[20] "(…) changes in the relative time of appearance and rate of development for characters already present in ancestors" (Gould 1977, p. 2).

[21] "The classical data of heterochrony have been widely ignored and regarded as old-fashioned. But I believe that they have a central role to play in the growing discussion on the evolutionary significance of changes in gene regulation. I predict that this debate will define the major issue in evolutionary biology for the 1980s. I

Tal como vaticinaba Gould, la aplicación de técnicas moleculares al estudio de la regulación génica y de la genética del desarrollo contribuyó a generar nuevos modelos, metodologías y formas de investigar los vínculos entre la evolución y el desarrollo ontogenético. Tal incorporación fue uno de los aspectos fundamentales en el surgimiento de la biología evolutiva del desarrollo (evo-devo). Además, la evo-devo, retomaría viejas preguntas acerca de las relaciones entre ambos tipos de procesos (Love y Raff 2003, Raff y Love 2003):

> "En el encuentro anual de la Sociedad para una Biología Comparada e Integrada en enero del año 2000, fue realizada una nueva división: la biología evolutiva del desarrollo. Esta nueva organización serviría como una casa para un campo de estudio del mismo nombre: la biología evolutiva del desarrollo, popularmente conocida como evo-devo: en la mente de muchos de sus participantes (especialmente de los más jóvenes), evo–devo era reciente. Era el producto de un crecimiento explosivo del conocimiento de la genética molecular del desarrollo en la década de 1990. En un sentido ellos estaban en lo correcto; evo-devo realmente era nueva. Sin el novedoso conocimiento molecular, la biología evolutiva del desarrollo no podría haber reunido el número de investigadores o conseguir los resultados remarcables de los que podría vanagloriarse en el año 2000. Sin embargo, su objeto de estudio tiene más de 150 años de antigüedad" (Amundson 2005, p. 1)[22].

---

also believe that an understanding of regulation must lie at the center of any rapprochement between molecular and evolutionary biology; for a synthesis of the two biologies will surely take place, if it occurs at all, on the common field of development." (Gould 1977, p. 408).

[22] "At the annual meeting of the Society for Integrative and Comparative Biology in January of the year 2000, a new Division was formed: the Division of Evolutionary Developmental Biology. This new organization would serve as a home for a lively field by the same name: evolutionary developmental biology, popularly known as evo–devo. In the minds of many of its practitioners (especially the more junior ones), evo–devo was new. It was a product of the explosive growth in knowledge about molecular developmental genetics during the 1990s. In a sense they were right; evo–devo really was new. Without the new molecular knowledge, evolutionary developmental biology would not have gathered the number of researchers or achieved the remarkable results that it could boast by the year 2000. Nevertheless, the subject is more than 150 years old." (Amundson 2005, p. 1).

En términos generales, la evo-devo indagaría cómo ha evolucionado el desarrollo de los organismos correspondientes a diferentes grupos y, a su vez, cómo los procesos ontogenéticos involucrados han influido en la evolución de los organismos. Sin embargo, distintos autores han caracterizado a la evo-devo de diversas maneras, destacando diferentes enfoques, objetivos, temas y preguntas (Wagner *et al.* 2000, Hall 2000 y 2003, Robert 2003, Gilbert 2003, Müller 2007b y 2008, Laubichler 2008, Caponi 2012)[23]. Entre los tópicos específicos abordados en este campo más comúnmente mencionados se encuentran: las innovaciones evolutivas y el origen de planes corporales, la regulación del desarrollo y sus implicancias evolutivas, la plasticidad fenotípica, la modularidad, las homologías, las 'restricciones' (*constraints*), la 'mediación' de los procesos de desarrollo en la 'transformación' del genotipo al fenotipo, la evolucionabilidad, entre otros (Wagner *et al.* 2000, Bolker 2000, Hall 2000 y 2003, Robert 2003, Müller 2007a y b y 2008, Hendrikse *et al.* 2007, Laubichler 2008). La evo-devo surge así como un campo de investigación que se propone abordar algunos de los temas y preguntas para los cuales la TSE no habría logrado brindar una respuesta satisfactoria, como en el caso del origen de las novedades evolutivas y los planes corporales, el origen no aleatorio de la variabilidad biológica, entre otros (Hendrikse *et al.* 2007, Love 2008, Müller 2010).

Pero la promesa de evo-devo no se limitó a la reunión del estudio de la evolución y el desarrollo ontogenético de los organismos. Una característica de este campo que ha sido sumamente destacada es su aparente carácter integrador de diferentes subdisciplinas biológicas y de diversos aspectos de lo vivo. Por ejemplo:

> "La biología evolutiva del desarrollo (BED o evo-devo) no es solamente una fusión de los campos de la biología del desarrollo y evolutiva, ni una inserción de la perspectiva del desarrollo dentro de la biología evolutiva, ni la incorporación de una

[23] Los análisis acerca del 'linaje' de la evo-devo en términos de los aportes de diferentes enfoques históricos de la embriología y la evolución también han sido diversos. En particular, Love y Raff (2003) presentan un interesante análisis en el cual diferencian entre el 'linaje' de los principales temas abordados en la evo-devo, y el de las herramientas y metodologías más destacadas del área. Estos autores plantean que las herramientas de laboratorio más comúnmente utilizadas provendrían de la embriología experimental, más específicamente, de su manifestación posterior, la genética del desarrollo, tal como suele destacarse. Sin embargo, algunos de los principales temas abordados en la evo-devo (tales como las innovaciones, las heterocronías y las restricciones) provendrían de la embriología evolutiva comparada (y serían también temas propios de la morfología y la paleontología).

perspectiva evolutiva dentro de la biología del desarrollo. La BED intenta forjar una unificación de los abordajes del cambio evolutivo de la genómica, del desarrollo, organísmico, poblacional y de la selección natural. Extrae de la biología del desarrollo, de la biología evolutiva, de la paleontología, de la biología molecular y de la sistemática, pero tiene su propio conjunto de preguntas, abordajes y métodos" (Hall 1999, p. XV)[24].

A su vez, la integración de diferentes subdisciplinas en evo-devo implicaría poner en diálogo enfoques explicativos marcadamente diferentes. En otros términos:

> "(…) la promesa teórica de Evo-Devo reside en la integración de diferentes paradigmas explicativos: aquellos de la biología evolutiva y la genética de poblaciones, que se basan en el análisis de las causas últimas en el sentido de Ernst Mayr; y aquellos de la genética del desarrollo y la fisiología, que intentan dar cuenta de manera mecanística del origen de las estructuras organísmicas en la forma de causas próximas, esto es mecanismos moleculares y celulares." (Laubichler 2008, p. 342)[25].

Para lograr estos objetivos se plantea entonces la necesidad de un abordaje jerárquico de la evolución y del desarrollo ontogenético. Tal pretensión de un enfoque jerárquico ha sido otra de las características de la evo-devo resaltada por varios autores (Hall 2000, Robert 2002, Hall 2003, Love 2008). Al respecto, se ha destacado la recuperación del papel del organismo en el estudio de la evolución, en contraposición al protagonismo central

---

[24] "For evolutionary developmental biology (EDB or 'evo-devo') is not merely a fusion of the fields of developmental and evolutionary biology, the grafting of a developmental perspective onto evolutionary biology, or the incorporation of an evolutionary perspective into developmental biology. EDB strives to forge a unification of genomic, developmental, organismal, population and natural selection approaches to evolutionary change. It draws from development, evolution, paleontology, molecular and systematic biology, but has its own set of questions, approaches and methods." (Hall 1999, p. XV).

[25] "(…) the theoretical promise of evo-devo lies in the integration of different explanatory paradigms, those of evolutionary biology and population genetics, which are based on the analysis of ultimate causes in the sense of Ernst Mayr, and of developmental genetics and physiology, which attempt to give a mechanistic account of the origins of organismal structures in form of proximate causes, that is, of molecular and cellular mechanisms." (Laubichler 2008, p. 342).

atribuido al gen y a los cambios propios del nivel genético-molecular en el marco de la TSE (Hall 2000, Fox Keller 2000, Love y Raff 2003).

Recapitulando, las principales características generales con las cuales se ha presentado a la evo-devo son sintetizadas por Müller de la siguiente manera:

> "En resumen, la evo-devo se presenta a sí mismo como un programa integrativo, profundamente organísmico, que da cuenta de las inter-relaciones causales y recíprocas entre el desarrollo y la evolución a múltiples escalas y en múltiples niveles de análisis" (Müller 2007a, p.504)[26].

Así, las promesas y pretensiones que han surgido desde la evo-devo no han sido menores: no sólo se ha propuesto incorporar el estudio de los procesos de desarrollo en la biología evolutiva, sino que también se ha planteado la implementación de un enfoque jerárquico e integrador de la evolución y el desarrollo de los organismos, integrando además diversas subdisciplinas y enfoques, para abordar problemas a los cuales no se habría logrado dar respuesta desde otros marcos teóricos.

En este contexto resulta interesante explorar de qué manera o en qué medida la evo-devo se acerca a esas promesas y pretensiones. Sin embargo, al momento de abordar esta pregunta, surge que este campo plantea un escenario sumamente complejo dada la gran diversidad de temas y propuestas que incluye actualmente. Tal pluralidad ha sido sistematizada por Müller (2008) en cuatro programas de investigación principales, los cuales presentaremos aquí brevemente dado que profundizaremos en ellos a lo largo de la Tesis:

a) *Genética evolutiva del desarrollo*: este programa se centra en el estudio de la evolución de los genes que controlan el desarrollo de diferentes planes corporales y de las redes de regulación génica asociadas a la evolución de la forma orgánica. Uno de los tópicos más destacados de este programa ha sido el estudio de los genes *Hox* (genes reguladores de aspectos principales del desarrollo, muy conservados en

[26] "In summary, Evo-Devo presents itself as an integrative, profoundly organismal program addressing the causal and reciprocal interrelations between development and evolution at multiple scales and multiple levels of analysis." (Müller 2007a, p. 504).

variados grupos de organismos). El descubrimiento de estos genes ha sido uno de los hitos en la historia de evo-devo, el cual es señalado por algunos autores como el momento en que nace efectivamente este campo. Este programa es el más representado en las investigaciones de la evo-devo actualmente.

b) *Embriología y morfología comparadas*: este programa representa el enfoque comparativo clásico entre ontogenias ancestrales y derivadas en el estudio de procesos morfogenéticos, con la incorporación de herramientas moleculares. Entre los principales temas abordados se encuentran las heterocronías, las restricciones, y las innovaciones o novedades evolutivas, recuperando así tópicos tradicionalmente estudiados desde la paleontología, la morfología, y la embriología comparada y evolutiva.

c) *Epigenética*: este programa se centra en la investigación de las capacidades intrínsecas de los sistemas de desarrollo para generar fenotipos evolutivamente relevantes en base a las interacciones entre moléculas, células y tejidos. Como desarrollaremos en el próximo capítulo, definir con precisión los temas de estudio de este programa no ha resultado sencillo, encontrándose diversas posturas al respecto. Adelantaremos aquí que la epigenética ha incorporado en los últimos años el estudio de factores ecológicos que influyen en la especificación de los fenotipos. Esta línea de investigación ha decantado en el surgimiento del campo de estudio denominado biología evolutiva ecológica del desarrollo *(ecological evolutionary developmental biology* o eco-evo-devo), el cual desarrollaremos en capítulos siguientes.

d) *Biología teórica*: centrado en el análisis y modelado matemático-computacional de diversos temas, principalmente, de procesos morfogenéticos, la evolución de patrones de expresión génica en sistemas de desarrollo determinados, y de variaciones fenotípicas. En la presente Tesis, no abordaremos específicamente este programa, aunque mencionaremos algunos trabajos que podrían considerarse como parte del mismo.

Por otra parte, cabe destacar que han surgido diversas críticas y controversias respecto de las propuestas y pretensiones de la evo-devo. Uno de los aspectos más cuestionado ha sido la prioridad que en gran parte de las investigaciones se ha dado al estudio del nivel genético-molecular (Fox Keller 2000, Robert 2002, Love y Raff 2003, Gilbert 2003, Love 2006a, Hendrikse *et al.* 2007, Johnson 2007). Ya Evelyn Fox Keller había advertido que, si bien la consolidación de la biología evolutiva del desarrollo pareció dejar entrever el reingreso de una 'biología del organismo', cabía preguntarse acerca de las características de ese organismo 'redescubierto' por la biología molecular (Fox Keller 2000). A su vez, Alan Love (2006b) ha destacado que, si bien muchas innovaciones evolutivas ocurren en los niveles superiores de organización, las explicaciones acerca de su origen tienden a centrarse en los niveles inferiores, ignorando la compleja relación genotipo-fenotipo. Según este autor, las explicaciones que se limitan al análisis de la genética del desarrollo no sólo serían incompletas sino que además estarían dejando de lado los procesos causales de estos fenómenos. Tales procesos involucrarían los mecanismos de desarrollo mediante los cuales los cambios genéticos inician una cascada de modificaciones que culminan en diferencias fenotípicas.

A su vez, las advertencias acerca de la prioridad dada al nivel genético en la evo-devo han llevado a cuestionar también la manera en que se han integrado diferentes subdisciplinas en este campo. En relación con lo mencionado en el párrafo anterior, Love (2006) ha criticado el rol dado a la morfología en la evo-devo. A su vez, otra subdisciplina cuyos aportes no fueron en un comienzo incorporados a la evo-devo fue la ecología (Gilbert y Bolker 2003, Gilbert y Epel 2009). Así, la preponderancia de la genética del desarrollo en evo-devo ha generado interrogantes acerca de cuánto se alejaría este campo del 'centrismo del gen' (esto es, la prioridad dada al nivel genético) propio de la TSE, así como respecto de la implementación de un enfoque verdaderamente jerárquico de los procesos abordados e integrador de diversas subdisciplinas que pueden aportar al estudio de tales procesos.

Finalmente, cabe mencionar que en los últimos años fue generalizándose cierto acuerdo acerca de la necesidad de continuar ampliando la síntesis evolutiva y de generar enfoques que se alejen del centrismo del gen propio de la TSE y (Pigliucci y Müller 2010). En este sentido, han surgido diversas propuestas de extensión de ese marco teórico, tales

como el mencionado campo de la eco-evo-devo, la genómica, las denominadas propuestas de herencia ampliada, entre otras. Así, si bien el programa de investigación de la evo-devo más representado actualmente, esto es, la genética evolutiva del desarrollo, propone un enfoque fundamentalmente genético para la integración de la evolución y el desarrollo de los organismos, otros programas de investigación que forman parte de la evo-devo parecieran alejarse de dicho enfoque y plantear cambios epistémicos importantes respecto de la TSE. Es por ello que, en los siguientes capítulos de la Tesis, buscaremos analizar críticamente en qué medida y de qué manera se integran evolución y desarrollo en la evo-devo, considerando la diversidad de programas de investigación que conforman este campo. En particular, en el capítulo siguiente comenzaremos a explorar la incorporación de características complejizantes en los diferentes programas de investigación de la evo-devo.

Capítulo II. La evo-devo como abordaje complejo de la evolución y el desarrollo ontogenético de los organismos

II.1. Complejidad en evo-devo: pretensiones y precisiones

Como hemos adelantado en el capítulo anterior, durante las últimas décadas numerosos autores han abordado el tema de las relaciones entre áreas del conocimiento destacando que la integración entre subdisciplinas surge como un camino para abordar problemas complejos y generar enfoques complejizantes (Morin 2002 [1983] y 2004, García 2006, Love 2008). En este sentido, tal como hemos mencionado en el primer capítulo, la evo-devo se ha presentado como un abordaje jerárquico y complejo de la evolución biológica (Robert 2003, Griesemer *et al.* 2005, Laubichler y Maienschein 2007, Love 2008). Por ejemplo, una característica que es usualmente mencionada como complejizante en el estudio del desarrollo y la evolución de los organismos es la consideración de interacciones entre factores genéticos y no genéticos en tales procesos (Newman y Müller 2005, Azkonobieta 2005, Weber 2011). Sin embargo, si bien es generalizada la referencia a la complejidad de los temas y enfoques propuestos desde la evo-devo, son pocos los autores que efectivamente han explicitado el significado preciso que le atribuyen a esa característica en este contexto. En este sentido, cabe la pregunta acerca de cuáles son los aspectos específicos de las propuestas de evo-devo que permitirían caracterizarlas propiamente como abordajes complejos, y si es posible encontrar otros elementos 'complejizantes' en estas propuestas.

Para abordar esta pregunta comenzamos por buscar un marco de referencia acerca de la complejidad a partir del cual analizar los elementos complejizantes que se recuperan (o se propone incorporar) en las propuestas de evo-devo[27]. Sin duda, uno de los autores

[27] En función de nuestro objetivo, en la presente Tesis no analizaremos las propuestas que podrían encuadrarse como provenientes de las denominadas "ciencias de la complejidad" que utilizan teorías y modelos propios de la teoría de la información, la cibernética y la termodinámica (tales como la teoría del caos, la teoría de los sistemas alejados del equilibrio, etc.) debido a que no han ocupado un lugar central dentro de la evo-devo. Un panorama general de tales propuestas puede encontrarse en los trabajos de Azkonobieta (2005) y Weber (2011). Nos centraremos en la presente Tesis en dilucidar algunos elementos presentes en los principales programas de investigación de evo-devo que pretenden abordar la evolución y el desarrollo de los organismos con un enfoque complejizante.

cuya obra representa una referencia fundamental respecto de esta cuestión es Edgar Morin. Este autor ha analizado específicamente características complejas propias de lo vivo, a la vez que ha propuesto elementos para el desarrollo de enfoques complejizantes para su estudio (Morin 2002 [1983] y 2004). En su obra "La epistemología de la complejidad" (Morin 2004), se enuncian brevemente características propias de abordajes complejos, en contraposición a aquellas de los enfoques simplificantes en la ciencia en general. A su vez, en "El método II: La vida de la vida" (2002), Morin desarrolla los elementos complejos propios de los seres vivos, y cómo éstos son (en algunos casos), o podrían ser, abordados desde la biología. Encontramos que las características complejizantes propuestas por Morin resultan especialmente útiles para abordar nuestro objetivo de analizar los elementos complejos presentes en los principales programas de investigación de evo-devo, por lo cual adoptaremos dicha propuesta. En particular, nos centraremos en las características generales expuestas en "La epistemología de la complejidad" y analizaremos cuáles de esas características se encuentran presentes en los principales programas de investigación de evo-devo. Además en el presente capítulo presentaremos y describiremos los diversos programas de investigación que conforman la evo-devo, lo cual nos permitirá realizar un análisis más amplio de la diversidad que presenta este campo en los capítulos siguientes de la Tesis. La estructura de este capítulo será la siguiente: en la próxima sección (II.2) presentaremos brevemente algunas de las características identificadas por Morin como propias de los abordajes complejos. Posteriormente, examinaremos la presencia de tales características en los principales programas de investigación de evo-devo. Seguiremos para ello la clasificación de Müller que hemos presentado en el capítulo anterior, y analizaremos: el programa de la epigenética (en particular, las propuestas de herencia epigenética) (sección II.3.1), el programa de la embriología y morfología comparadas (sección II.3.2), la biología evolutiva ecológica del desarrollo (eco-evo-devo) (sección II.3.3) y el programa de la genética evolutiva del desarrollo (sección II.3.4). Finalmente, terminaremos este capítulo con algunas conclusiones generales acerca de la complejidad en evo-devo, de los cambios epistémicos vinculados con la implementación de un enfoque complejizante en este campo de estudio, y de la relación entre dicho enfoque y la integración de diferentes subdisciplinas (Sección II.4).

II.2. Acerca de la complejidad: la propuesta de Edgar Morin

Como adelantamos, en esta sección presentaremos brevemente algunas de las características propuestas por Edgar Morin como propias de los enfoques complejizantes, principalmente aquellas desarrolladas en su obra "La epistemología de la complejidad" (Morin 2004). Allí, el autor entiende que la complejidad no es un concepto definido sino más bien una noción compleja, a explorar y precisar. El autor opta por ir definiendo la complejidad a partir de su opuesto, esto es, en contraposición a los principios propios del "paradigma de la simplificación". Describiremos aquí solamente algunos de esos principios, los cuales retomaremos en la sección siguiente para analizar las características complejas presentes en los principales programas de evo-devo.

En primer lugar, una de las características más destacadas del paradigma de simplificación es la búsqueda de leyes o generalizaciones acerca de nuestro universo: "El principio de la ciencia clásica es legislar (…) es un principio que fue formulado por el lugar común: 'Sólo hay ciencia de lo general', y que comporta la expulsión de lo local y de lo singular." (Morin 2004, p. 4). En contraposición, Morin destacará la importancia de la localidad y singularidad propias de los fenómenos que ocurren en el universo. Tales elementos serían incorporados en los enfoques complejizantes, en los cuales "(…) el problema es combinar el reconocimiento de lo singular y de lo local con la explicación universal. Lo local y singular deben dejar de ser rechazados o expulsados como residuos a eliminar" (Morin 2004, p. 4)[28].

Una segunda característica propia de los enfoques simplificantes es que éstos se habrían centrado en el estudio de las estructuras y fenómenos sin considerar su historicidad. Por el contrario, afirma Morin, hoy todo se concibe como profundamente historizado, desde el átomo a la vida. Los abordajes complejos deben entonces "(…) ligar lo estructural u organizacional (…) con lo histórico y evolutivo" (Morin 2004, p. 4). Por lo tanto la combinación del estudio de elementos estructurales con la historia de tales estructuras es otro de los aspectos característicos de los abordajes complejizantes. Específicamente,

[28] Veremos en la sección siguiente de qué manera esta combinación aparece en los principales programas de investigación de evo-devo.

analizaremos en la sección siguiente cómo se articulan aspectos estructurales u organizacionales de lo vivo con la historia evolutiva de los organismos en la evo-devo.

A su vez, a partir de la historización, surge otro elemento complejizante vinculado con la forma de considerar al tiempo, en particular en el caso del estudio de los sistemas vivientes. Los seres vivos, además de encontrarse sujetos al tiempo cósmico, experimentarían un tiempo propio o, en realidad, múltiples dimensiones temporales:

> "Estamos, pues, confrontados a ese doble tiempo que no solamente tiene dos flechas, sino que además puede ser a la vez irreversible y reiterativo. (…) Todo esto se reencuentra en todas las organizaciones vivientes: irreversibilidad de un flujo energético y posibilidad de organización por regulación y sobre todo por recursión, es decir, autoproducción de sí. Luego tenemos el problema de una temporalidad extremamente rica, extremamente múltiple y que es compleja. Nos hace falta ligar la idea de reversibilidad y de irreversibilidad, la idea de organización de complejización creciente y la idea de desorganización creciente. ¡He aquí el problema al que está confrontada la complejidad! Mientras que el pensamiento simplificante elimina el tiempo, o bien no concibe más que un solo tiempo (el del progreso o el de la corrupción), el pensamiento complejo afronta no solamente el tiempo, sino el problema de la politemporalidad en la que aparecen ligadas repetición, progreso, decadencia." (Morin 2004, pp. 5-6).

Dedicaremos el Capítulo IV de la Tesis a tratar extensamente la cuestión de la politemporalidad de lo vivo y cómo estos elementos se presentan en el estudio de diferentes procesos biológicos.

Otra característica propia de los enfoques complejizantes es el papel central otorgado a las interacciones entre entidades en las explicaciones de los procesos. Esta característica se opone a la 'elementalidad' propia de los enfoques simplificantes, esto es, la reducción de los sistemas a unidades elementales que los constituyen. Como ejemplifica Morin:

> “(…) existe una visión estática que consiste en considerarnos nosotros mismos en tanto que organismos; estamos constituidos por 30 o 50 mil millones de células. En modo alguno, y creo lo que Atlan justamente precisó; no estamos constituidos por células; estamos constituidos por interacciones entre esas células. No son ladrillos unas al lado de las otras; están en interacción (…); hay niveles de emergencia; los elementos asociados forman parte de conjuntos organizados; al nivel de organización del conjunto, emergen cualidades que no existen en el nivel de las partes.” (Morin 2004, p. 6).

Específicamente, para el caso de la biología, Morin señala que: "Los caracteres originales de un ser complejo dependen cada vez más no sólo de sus genes en el detalle y en el conjunto, sino también de las interacciones geno-feno-ecológicas de su ontogénesis" (Morin 2002, p. 143). Así, en los enfoques complejizantes, las interacciones se vuelven fundamentales como constituyentes básicos de los seres vivos y cobran un rol principal en la explicación de los procesos biológicos.

La última de las características complejizantes propuestas por Morin que recuperaremos aquí refiere a la concepción de la relación entre los objetos de estudio y el medio ambiente. Como explica este autor:

> "El pensamiento simplificante fue fundado sobre la disyunción entre el objeto y el medio ambiente. Se comprendía el objeto aislándolo de su medio ambiente; era tanto más necesario aislarlo como era necesario extraerlo del medio ambiente para colocarlo en un nuevo medio ambiente artificial que se controlaba, que era el medio de la experiencia, de la ciencia experimental. Efectivamente, gracias a la experiencia, se podían variar las condiciones del comportamiento del objeto, y, por lo mismo, conocerlo mejor. La experimentación ha hecho progresar considerablemente nuestro conocimiento. Pero hay otro conocimiento que sólo puede progresar concibiendo las interacciones con el medio ambiente. Este problema se encuentra en física, donde las grandes leyes son leyes de interacción. Se encuentra también en biología, donde el ser viviente es un sistema a la vez cerrado y abierto inseparable de su medio

ambiente del que tiene necesidad para alimentarse, informarse, desarrollarse." (Morin 2004, p. 10).

Por lo tanto la re-integración de los organismos con su medio ambiente en el estudio de los procesos biológicos sería una característica propia de un abordaje complejizante. En la sección siguiente analizaremos entonces la presencia de estas características en los principales programas de investigación de la evo-devo.

II.3. Características complejizantes en los principales programas de investigación de evo-devo

II.3.1. El programa de la epigenética: la complejización de la herencia

II.3.1.1. La epigenética y sus diversos significados

Como hemos mencionado en la Introducción de la presente Tesis, uno de los principales programas de investigación que pueden identificarse dentro del campo de la evo-devo según Müller es el de la epigenética. Antes de comenzar con el análisis de este programa de investigación, es necesario destacar que el término 'epigenética' ha tenido diversos significados a través de la historia de la biología (Hall 1992, Jablonka y Lamb 2002, Felsenfeld 2014). Resulta de interés describir brevemente aquí algunas de esas consideraciones dado que este término continúa siendo polisémico aún dentro del marco actual de la evo-devo, refiriendo, como veremos, a enfoques y conceptos marcadamente diferentes. Hacia fines de la década de 1940, Waddington (quien realizó importantes contribuciones al estudio de la evolución y el desarrollo de los organismos a lo largo de varias décadas, siendo así una de las figuras importantes en la historia de la evo-devo) acuñó el término 'epigenética', amalgamando los términos 'epigénesis'[29] y 'genética':

[29] Brevemente, la epigénesis refería a la formación progresiva de estructuras no equivalentes a las de los organismos adultos durante el desarrollo embrionario, y se oponía a la teoría de la preformación según la cual las estructuras adultas se encontraban ya formadas en el huevo. Las discusiones entre estas dos posturas constituyeron uno de los principales debates acerca de la naturaleza del desarrollo ontogenético durante varios siglos.

> "Hace algunos años (p. ej. 1947) introduje la palabra epigenética, derivada de la palabra aristotélica 'epigénesis', que había caído más o menos en desuso, como un nombre adecuado para una rama de la biología que estudiaría las interacciones causales entre los genes y sus productos, las cuales dan vida al fenotipo" (Waddington 1968, citado en Jablonka y Lamb 2002, p. 83)[30].

Así, si bien los genes tendrían un rol fundamental en los procesos de desarrollo que generan el fenotipo, las interacciones entre los genes y sus "productos" (así como con el ambiente) tendrían un rol importante en los procesos epigenéticos (Hall 1992, Haig 2004). Sin embargo, desde el campo de la genética, comenzó a asociarse cada vez más estrechamente el término epigenética con los mecanismos a través de los cuales los genes generarían efectos sobre el fenotipo, asumiendo una correspondencia simple entre ambos (Hall 1999, Jablonka y Lamb 2002, Haig 2004). En contraposición, Waddington insistió en que el fenotipo de los organismos adultos no estaría determinado solamente por los genes, dada la intervención de procesos epigenéticos que comprenderían también otros factores (Jablonka y Lamb 2002, Haig 2004). Además, este autor destacó la importancia de los procesos epigenéticos para la evolución biológica, dado que los cambios genéticos solamente tendrían efectos evolutivos si traen consigo alteraciones en los procesos epigenéticos que generan los fenotipos (Amundson 2005). De esta manera, Waddington también apuntaba a cuestionar la visión neodarwinista 'simple' acerca de la adaptación como el resultado de la selección natural actuando sobre variantes genéticas originadas por mutaciones aleatorias (Waddington 1953, en Haig 2004). Al respecto, cabe mencionar que, si bien la postura de algunos autores de la TSE acerca de la epigenética ha cambiado a través del siglo XX, tales procesos han sido generalmente ignorados en ese marco teórico[31]. En este sentido, hacia la

---

[30] "Some years ago [e.g. 1947] I introduced the word 'epigenetics,' derived from the Aristotelian word 'epigenesis,' which had more or less passed into disuse, as a suitable name for the branch of biology which studies the causal interactions between genes and their products which bring the phenotype into being." (Waddington 1968, citado en Jablonka y Lamb 2002, p. 83).

[31] Respecto de este tema resultan interesante profundizar, tanto en el desarrollo histórico del concepto de epigénesis, como en los cambios en la postura de uno de los principales autores de la TSE, Ernst Mayr, respecto de ella (la cual puede encontrarse desarrollada en Amundson 2005). Cabe destacar en esta historia que hacia la década de 1960 Mayr parece recuperar la importancia de la epigenética y de las propuestas de Waddington como parte de su defensa del organismo como unidad de selección y de su lucha contra la

década de 1980, Ernst Mayr reformuló la definición de epigenotipo de Waddington para hacer referencia al producto traducido del genotipo, destacando así que es en el genotipo en donde subyacen los controles y direccionamientos de la maquinaria del desarrollo (Amundson 2005)[32].

Posteriormente, al profundizarse las investigaciones acerca de los mecanismos moleculares de regulación de la expresión génica, el significado de la epigenética fue restringiéndose en el marco de la biología molecular hasta referir específicamente a mecanismos vinculados con esos procesos (Goldberg *et al.* 2007, Zhang y Meaney 2010, Arzate Mejía *et al.* 2011). En estos enfoques se presentan entonces definiciones tales como: "[La epigenética] puede definirse como el estudio de los mecanismos de control espacial y temporal de la actividad de los genes durante el desarrollo de organismos complejos" (Holliday 1990, en Jablonka y Lamb 2002, p. 87)[33] o bien "[l]a epigenética refiere a las modificaciones del genoma funcionalmente relevantes que no involucran cambios en la secuencia de nucleótidos" (Zhang y Meaney 2010, p. 439)[34]. Actualmente, si bien los enfoques genético-moleculares ocupan un lugar fundamental en el abordaje de la epigenética desde la evo-devo, también puede encontrarse una diversidad de concepciones y definiciones (Richards *et al.* 2010).

Comenzando entonces con la evo-devo, recordemos que la epigenética ha cobrado en este campo un importante papel, constituyendo uno de los cuatro programas de investigación principales identificados por Müller (2007b, 2008). Ampliando su presentación, el programa de la epigenética:

'molecularización' de la biología. Este es al mismo tiempo un ejemplo de la compleja historia de la síntesis biológica y de los cambios de perspectiva que han atravesado sus autores a lo largo del siglo XX.

[32] [T]he genotype . . . is nothing but the other side of the coin of what Waddington has called so perceptively the epigenotype. All of the directions, controls, and constraints of the developmental machinery are laid down in the blueprint of the DNA genotype as instructions or potentialities. The implication that evolution is a matter of development and not of the genotype ignores the inseparability of the genotype and its translated product, the epigenotype." (Mayr 1984, p. 1262, en Amundson 2005, p. 224).

[33] "[Epigenetics] can be defined as the study of the mechanisms of temporal and spatial control of gene activity during the development of complex organisms." (Holliday 1990, en Jablonka y Lamb 2002, p. 87).

[34] "Epigenetics refers to functionally relevant modifications to the genome that do not involve a change in nucleotide sequence." (Zhang y Meaney 2010, p. 439).

> "(…) examina cómo la dinámica de las interacciones moleculares, celulares y tisulares afecta el cambio evolutivo. Indaga las propiedades del desarrollo que no están determinadas directamente por los genes, tales como la auto-organización o los factores físicos y geométricos. Se ha mostrado que las perturbaciones del número de células, del ciclo celular, de los tiempos del desarrollo y de las interacciones inductivas producen fenocopias de estados de caracteres ancestrales o derivados, llegando a generar, ocasionalmente, transformaciones homeóticas. El enfoque de la epigenética también prueba las influencias del ambiente en el desarrollo, demostrando que el mismo genotipo puede producir fenotipos impresionantemente diferentes en respuesta a condiciones ambientales alteradas" (Müller 2007b, p. 943)[35].

Más allá de esta presentación general, en el marco de evo-devo continúan aún las discusiones acerca de los procesos que comprendería la epigenética, encontrándose diversas posturas referentes al alcance e importancia de tales procesos en el desarrollo y la evolución de los organismos. En términos generales, las concepciones actuales con respecto a la epigenética apuntan a destacar la importancia de otros factores, además de los estrictamente genéticos, en dichos procesos. En este sentido, la idea de que los procesos epigenéticos involucran cambios diferentes a los de la secuencia de los genes es la predominante en estas perspectivas. Sin embargo, existen diversas posturas acerca de la importancia de los procesos genético-moleculares de regulación respecto de procesos epigenéticos que actuarían en otros niveles de organización. Así, pueden encontrarse definiciones claramente centradas en los genes, tales como:

> "La epigenética es el estudio de cambios hereditarios en la expresión y función

[35] "(…) examines how the dynamics of molecular, cell and tissue interactions affect evolutionary change. It looks at properties of development that are not directly genetically determined, such as self-organization or geometric and physical factors. Perturbations of cell number, cell cycle, developmental timing or inductive interactions have been shown to produce phenocopies of derived or ancestral character states, occasionally amounting to homeotic transformations. The epigenetic approach also probes the influences of the environment on development, demonstrating that the same genotype can produce strikingly different phenotypes in response to altered external conditions" (Müller 2007, p. 943).

génicas, los cuales no pueden ser explicados por cambios en la secuencia de ADN (Richards 2006; Bird 2007). Los cambios epigenéticos se basan en un conjunto de procesos moleculares que pueden activar, reducir o reprimir completamente la actividad de genes particulares: (i) metilación de residuos de citosina del ADN; (ii) remodelación de la estructura de la cromatina a través de modificaciones químicas, en particular, acetilación o metilación de proteínas histonas, y (iii) procesos regulatorios mediados por pequeñas moléculas de ARN" (Bossdorf *et al.* 2008, p. 106)[36].

En contraposición, una postura alternativa es asumida por autores que amplían el espectro de procesos epigenéticos destacando la importancia de otros niveles de organización además del genético-molecular. Tal enfoque se encuentra presente en las denominadas propuestas de "herencia epigenética" o "herencia ampliada". Los trabajos de Eva Jablonka y Marion Lamb constituyen la referencia obligada respecto de estas propuestas. En su concepción de la epigenética, estas autoras retoman las ideas de Waddington como forma de cuestionar la prioridad de los genes en los procesos de desarrollo ontogenético:

> "La epigenética refiere a aquellos aspectos del desarrollo que llevan a la flexibilidad y ajuste cuando el ambiente o el genoma cambian (…). La epigenética, término acuñado por Waddington, explora las interacciones entre genes, sus productos, y el ambiente, y destaca los procesos que desacoplan la variación genética de la fenotípica" (Jablonka y Lamb 2008, p. 243)[37].

[36] "Epigenetics is the study of heritable changes in gene expression and function that cannot be explained by changes in DNA sequence (Richards 2006; Bird 2007). These epigenetic changes are based on a set of molecular processes that can activate, reduce or completely disable the activity of particular genes: (i) methylation of cytosine residues in the DNA, (ii) remodeling of chromatin structure through chemical modification, in particular acetylation or methylation, of histone proteins and (iii) regulatory processes mediated by small RNA molecules" (Bossdorf *et al.* 2008, p. 106).

[37] "Epigenetics is concerned with those aspects of development that lead to flexibility and adjustment when the environment or the genome changes. (…) Epigenetics, a term coined by Waddington, explores the interactions between genes, their products, and the environment, and highlights the processes that decouple genetic and phenotypic variation." (Jablonka y Lamb 2008, p. 243).

Desde esta perspectiva la epigenética incluiría el estudio de una gran variedad de procesos, en diferentes niveles de organización. Nos centraremos a continuación en este abordaje de los procesos epigenéticos.

Una característica fundamental de las propuestas de herencia epigenética es que ellas apuntan a destacar el vínculo entre los procesos epigenéticos, la herencia y la evolución[38]. Específicamente, la herencia epigenética es definida como "la herencia de variaciones fenotípicas, en células y organismos, que no dependen de la variación en la secuencia de ADN" (Jablonka y Lamb 2010, p. 143)[39]. Como explica Jablonka:

> "Lo que se transmite de una generación a la siguiente son muchos componentes del fenotipo, no sólo componentes genéticos (por ejemplo, también se transmiten proteínas y ARNs). Todos estos componentes deben ser considerados cuando intentamos comprender el efecto de un cambio en las condiciones de vida sobre el desarrollo, y los genes no tienen primacía como agentes causales cuando consideramos el desarrollo. Sin embargo, cuando pensamos en el cambio evolutivo, el foco debe ser la recurrencia trans-generacional de fenotipos alternativos. En otras palabras, debe haber transmisión de variaciones fenotípicas entre generaciones, y el cambio evolutivo involucra un cambio en la frecuencia de esos fenotipos transmisibles (o heredables). La pregunta que debemos hacernos es ¿qué tipo de persistencia permite la recurrencia de una variación particular del desarrollo de una generación a la siguiente?" (Jablonka 2006, pp. 150-151)[40].

---

[38] Tal integración puede encontrarse también en aquellos enfoques de la epigenética más cercanos a la biología molecular (Goldberg 2007). Por ejemplo, otra de las definiciones de epigenética más citadas actualmente destaca el carácter hereditario entre células de los cambios epigenéticos: "[La epigenética es] el estudio de los cambios en la función de los genes, heredables mitótica o meióticamente, que no pueden ser explicados por cambios en la secuencia de ADN" (Riggs *et al.* 1996, en Haig 2004 p. 1).

[39] "(…) the inheritance of phenotypic variations in cells and organisms that do not depend on variation in DNA sequence" (Jablonka y Lamb 2010, p. 143).

[40] "What is passed on from one generation to the next are many components of the phenotype, not just the genetic component (e.g., proteins and RNAs are also transmitted). All these components have to be considered when we try to understand the effect of a change in the conditions of life on development, and genes have no primacy as causal agents when we consider development. (…) In other words, there must be transmission of phenotypic variations between generations, and evolutionary change involves a change in the frequency of such transmissible (or heritable) phenotypes. The question to be asked is what types of persistence allow the re-occurrence of a particular developmental variation for generation after generation?" (Jablonka 2006, pp. 150-151).

Respondiendo a esta pregunta, Jablonka y Lamb han sistematizado su propuesta de ampliación de las formas de herencia a través de una clasificación que comprende cuatro "sistemas" o formas de transmisión de información entre generaciones. En el siguiente apartado describiremos brevemente estos sistemas, buscando a su vez identificar la presencia de características complejizantes en esta propuesta.

II.3.1.2. La herencia epigenética: el énfasis en las interacciones y la politemporalidad en el estudio del desarrollo, la herencia y la evolución

Los cuatro sistemas de transmisión de información entre generaciones destacados por Jablonka y Lamb son: el genético, el epigenético, el comportamental y el simbólico. No ahondaremos aquí en la descripción de cada uno de ellos (referimos a Jablonka y Lamb (2005) para una descripción y análisis detallados de los sistemas); nos limitaremos, a los fines de nuestro análisis, a mencionar algunas de las nuevas unidades de variación hereditaria consideradas en esta propuesta (además de las variantes genéticas)[41].

Con respecto al sistema epigenético, uno de los ejemplos más destacados corresponde a la herencia de marcas de la cromatina y de variantes de ARN silenciadores. Los mecanismos moleculares responsable de tales modificaciones han sido los mecanismos epigenéticos más estudiados desde la biología molecular (tal como resumen Goldberg *et al.* 2007). Sin embargo, en las propuestas de herencia ampliada también son incluidos como parte de la herencia epigenética otros procesos celulares, tales como la herencia de estructuras que funcionan como *templates* o 'moldes' en la descendencia celular (como membranas o priones) y *loops* metábolicos (en los cuales el estado de actividad de una red metabólica es mantenido por retroalimentación (*feedback)* positiva de uno de los productos génicos de la red), entre otros (Jablonka y Lamb 2005, Jablonka y Raz 2009). Además, si bien la transmisión de variantes epigenéticas es estudiada mayormente a nivel celular, éstas

[41] Cabe aclarar que el término herencia epigénética también presenta diferentes significados: mientras que en algunos casos se utiliza para referir a los cuatro sistemas aquí detallados, algunos autores prefieren limitarlo a los procesos de herencia celular, tales como los que describimos a continuación (Jablonka y Raz 2009, Richards *et al.* 2010).

también pueden heredarse trans-generacionalmente entre organismos, y asociarse a otras formas de variaciones hereditarias. Ejemplos clásicos de este tipo de procesos son: la variación en el cuidado parental asociado a marcas de la cromatina en ratas, y las denominadas marcas de *imprinting* de genes presentes en los mamíferos, cuya expresión varía dependiendo de que hayan sido heredados por vía materna o paterna (Jablonka y Lamb 2005, Zhang *et al.* 2006, Zhang y Meaney 2010).

Además, las propuestas de herencia ampliada incluyen como parte del sistema epigenético procesos tales como la transferencia de información 'cuerpo a cuerpo' (soma a soma) que ocurre mediante interacciones durante el desarrollo entre la madre y su descendencia. Las variantes heredables del desarrollo transmitidas por la madre durante la embriogénesis incluyen diversas sustancias (tales como hormonas, feromonas, anticuerpos) las cuales a su vez proveen información a la descendencia acerca de la disponibilidad nutricional, la presencia de patógenos en el ambiente, entre otras.

Por otra parte, el sistema de herencia comportamental, comprendería las variantes heredables de hábitos, prácticas, destrezas, preferencias y creencias que se transmiten a través del aprendizaje social (estudiado principalmente en aves y mamíferos). El *imprinting* comportamental y sexual, y el aprendizaje de los dialectos de cantos en aves son ejemplos de esta forma de herencia. Por último, con respecto al cuarto sistema considerado por estas autoras, las variantes de información simbólica serían las involucradas en los sistemas de comunicación humanos (el lenguaje, las artes, los rituales, entre otros).

De esta manera, las propuestas de herencia epigenética implican una gran ampliación de la teoría de la herencia clásica, restringida a la transmisión de los genes. Tal concepción, según la cual los cambios genéticos (específicamente, las mutaciones que ocurrirían mayormente de manera independiente de factores ambientales externos) son los únicos relevantes en términos evolutivos, ha sido la preponderante en el marco de la TSE. En contraposición, desde las propuestas de herencia epigenética, se destaca que diversas entidades o ítems, en diferentes niveles de organización (genético-molecular, celular, tisular, organísmico y supra-organísmico), están involucrados en la transmisión transgeneracional de información[42]. Al mismo tiempo, las propuestas de herencia ampliada,

[42] Cabe mencionar que la importancia de este tipo de herencia continúa siendo cuestionada por parte de la comunidad científica, y considerada especulativa por algunos autores (West-Eberhard 2007). Uno de los principales problemas planteados es la falta de estudios acerca de la variación epigenética y sus efectos en

presentan un panorama más complejo de la relación genotipo-fenotipo al incorporar procesos del desarrollo en varios niveles de organización, sus interacciones, y sus efectos en la generación del fenotipo.

A partir de lo desarrollado hasta aquí con respecto a la herencia epigenética analizaremos a continuación qué características complejizantes son incorporadas en estas propuestas. En primer lugar, encontramos un fuerte énfasis en el rol central de las interacciones entre entidades, característica que denominaremos como anti-elementalidad. Tal rol central otorgado a las interacciones se evidencia de diversas maneras en estas propuestas. Un ejemplo concreto de herencia epigenética que involucra la interacción de entidades en múltiples niveles es el mencionado caso del cuidado parental asociado a marcas epignéticas de la cromatina en ratas (Zhang *et al.* 2006). En estos trabajos se ha asociado la variación en el grado de cuidado parental recibido por la progenie en las primeras semanas de vida con establecimiento diferencial de marcas en la cromatina en células cerebrales, y también con diferencias en la respuesta neuroendócrina al estrés por parte de las crías al llegar a la adultez, entre otros comportamientos. Diversos trabajos han dilucidado la relación entre el grado de cuidado parental recibido, cambios neuronales específicos (epigenéticos) en las crías, cambios en los niveles hormonales (debido a cambios en la regulación de la expresión génica) y diferentes comportamientos en las crías al llegar a la adultez. Entre esos comportamientos se encuentra el grado de cuidado parental otorgado a las crías, por lo cual esta característica asociada a marcas epigenéticas de la cromatina constituye un caso de herencia epigenética (ver Zhang *et al.* (2006) y Zhang y Meaney (2010)) para los detalles de los mecanismos involucrados). Estas interacciones se establecen entre entidades en diferentes niveles de organización dado que involucran la regulación génica (nivel genético-molecular), la fisiología y el comportamiento de los organismos, así como las interacciones con otros organismos. Cabe mencionar aquí que la importancia de las interacciones entre organismos también se evidencia en otra de las formas de herencia epigenética que hemos mencionado: la transmisión de información soma a soma a través de la leche o la placenta en los mamíferos, o de simbiontes a través de la línea germinal en insectos (como en el caso de la bacteria *Wolbachia*). Así, estos

---

poblaciones naturales (Richards *et al.* 2010). A su vez, Jablonka y Lamb (2007) y Jablonka y Raz (2009) han respondido a las críticas suscitadas.

abordajes, han complejizado el estudio del desarrollo, la evolución y la herencia al centrarse en el estudio de las interacciones entre entidades, en múltiples niveles de organización.

En segundo lugar, encontramos en esta propuesta la incorporación de la politemporalidad de los procesos biológicos, dado que en ella se abordan procesos ontogenéticos (que ocurren en el tiempo de vida de los organismos individuales), hereditarios (transgeneracionales), y también procesos evolutivos (que abarcan generalmente varias generaciones). Con respecto a éstos últimos, una relación clara entre los procesos del desarrollo que generan las variantes epigenéticas heredables y la evolución es que esas variantes pueden ser adaptativas y, por lo tanto, ser seleccionadas, generándose así cambios evolutivos (Jablonka y Lamb 2010). Al respecto, un importante ejemplo lo constituye la resistencia a determinados antibióticos asociada a cambios epigenéticos en bacterias (Adam *et al.* 2008, y Jablonka y Raz 2009 presentan más casos). Así, si bien la naturaleza y dinámica del cambio epigenético puede ser muy diferente a la considerada y modelada por la genética de poblaciones, las variantes epigenéticas también podrían estar involucradas en los procesos evolutivos[43].

Además, continuando con la politemporalidad involucrada en los procesos de herencia epigenética, también se ha propuesto que tales variantes podrían jugar un rol importante en los procesos de especiación, relacionando así la temporalidad propia de los procesos de desarrollo con la de los macroevolutivos. Los factores epigenéticos podrían contribuir a los procesos especiogénicos de diversas formas. Por ejemplo, las marcas epigenética en la cromatina podrían constituir mecanismos de aislamiento post-cigótico:

[43] Resulta interesante mencionar aquí algunas diferencias entre la evolución de variantes genéticas y epigenéticas dado que algunas de ellas se relaciona con variables temporales. Las variantes epigenéticas pueden originarse en varios individuos al mismo tiempo mediante inducción ambiental (tema que desarrollaremos en la sección II.3.3). A su vez, la variación epigenética parece cobrar mayor relevancia justamente en situaciones de estrés, en las cuales un factor ambiental podría inducir variaciones en muchos individuos simultáneamente (Jablonka y Raz 2009). Tal simultaneidad permitiría que los cambios evolutivos ocurrieran más rápidamente que en el caso de las mutaciones favorables (las cuales suelen aparecer en frecuencias muy bajas en las poblaciones, lo cual hace que la probabilidad de que se pierdan debido al efecto de la deriva génica sea alta, y que su propagación en la población sea lenta). Además, la mayor tasa de mutación de marcadores epigenéticos respecto de los genes permitiría una 'exploración' más amplia de los posibles fenotipos asociados a diferentes variantes epigenéticas (Richards *et al.* 2010). Por último, cabe mencionar que, en relación con estas diferencias, se ha destacado la dificultad de incorporar la herencia epigenética en los modelos clásicos de la genética de poblaciones para estudiar la dinámica poblacional de estos cambios. Incluso la incorporación de factores epigenéticos en los modelos de genética cuantitativa parecen presentar importantes dificultades (Richards *et al.* 2010).

tanto la falla en el desarrollo de descendencia híbrida como la esterilidad de los híbridos (debido a problemas en el apareamiento de cromosomas homólogos durante la meiosis) podrían ser causadas por la incompatibilidad en las marcas de cromatina de los genomas parentales (Jablonka y Lamb 1995, Jablonka y Raz 2009, Jablonka y Lamb 2010). Además, factores epigenéticos en sentido amplio también podrían estar involucrados en mecanismos pre-cigóticos de aislamiento reproductivo, tales como mecanismos comportamentales de reconocimiento de pareja (por ejemplo, a través del canto en los pinzones africanos como muestran Payne *et al.* (2000), trabajo comentado por Jablonka y Lamb (2005))[44]. A su vez, se ha propuesto que la herencia epigenética podría tener un rol importante en otros cambios macroevolutivos, tales como el surgimiento de innovaciones evolutivas (tema que desarrollaremos en la sección siguiente), así como en algunas de las principales transiciones en la historia de la vida (Jablonka y Lamb 2006). Por ejemplo, en el surgimiento de las células eucariontes a partir de células procariontes, la herencia de estructuras celulares que actúan como moldes en los denominados procesos de "ensamblaje guiado" (tales como la formación de membranas celulares y del citoesqueleto) habría tenido un rol fundamental, dado que sin la herencia confiable de estas estructuras tal transición no habría sido posible. Otro ejemplo lo constituye el aprendizaje social, el cual forma parte de la herencia epigenética en sentido amplio, y que habría tenido un rol fundamental en otra de las grandes transiciones en la historia de la vida: la evolución de grupos sociales. En conclusión, desde esta perspectiva se propone integrar de diversas maneras los procesos que ocurren durante el tiempo de vida de los organismos con los procesos macroevolutivos. Todos estos casos muestran además otro elemento complejizante, dado que ha quedado explicitado en esta descripción que las propuestas de herencia epigenética articulan aspectos estructurales y organizacionales de los seres vivos con la historia evolutiva los mismos.

A su vez, a partir de los casos descritos, queda en evidencia otra característica complejizante: la combinación del estudio de la especificidad de procesos y variantes epigenéticos que ocurren en diferentes especies con la búsqueda de generalizaciones acerca de la herencia de diversos factores y su importancia en la evolución. Por último, con

[44] Respecto de algunos de estos casos, cabe mencionar que se ha sugerido el rol de factores epigenéticos en los fenómenos y procesos macroevolutivos, pero las evidencias no serían concluyentes respecto del rol causal de tales factores.

respecto a la integración de los organismos y su ambiente ecológico, cabe destacar que las variantes epigenéticas pueden originarse mediante la interacción de ambas entidades, principalmente, mediante el mecanismo de inducción ambiental. Este mecanismo, sin embargo, ha sido mayormente investigado en otro de los programas de investigación de evo-devo, la eco-evo-devo, el cual desarrollaremos más adelante en el presente capítulo. Pero antes ello veremos a continuación qué ocurre con estas características complejizantes en otro de los principales programas de investigación de la evo-devo: la embriología y morfología y comparadas.

II.3.2. Embriología y morfología comparadas: estructuras, historia y la politemporalidad en el estudio de las novedades evolutivas

Como mencionamos, la historización de las estructuras es una característica propia de los abordajes complejos. Precisamente ese ha sido desde sus comienzos uno de los objetivos fundamentales de evo-devo: incorporar en el estudio de la evolución biológica aspectos estructurales, tradicionalmente abordados desde la morfología, la paleontología y la biología del desarrollo. En este sentido, las investigaciones acerca de la formación de estructuras o, más específicamente, de los mecanismos de desarrollo, la morfogénesis, y el establecimiento de patrones de organización durante el desarrollo, constituyen una parte importante de la evo-devo. El estudio de la forma en que se relacionan las modificaciones que sufren esos mecanismos y estructuras con los cambios evolutivos es uno de los principales tópicos de la evo-devo, en particular, de los trabajos que conforman el programa de la embriología y morfología comparadas. Como mencionamos en el Capítulo I, uno de los principales temas abordados en este programa de investigación es el de las denominadas novedades o innovaciones evolutivas. Nos centraremos en esta sección en el estudio de las innovaciones en la evo-devo y analizaremos luego las características complejizantes presentes en estos abordajes.[45]

[45] Pueden encontrarse otros temas centrales en el programa de la embriología y morfología comparadas en cuyo estudio se combinan aspectos estructurales y evolutivos de los organismos, tales como las heterocronías y las restricciones (*constraints*), los cuales desarrollaremos en los capítulos subsiguientes.

Para comenzar cabe mencionar que, al igual que lo ocurrido con la epigenética, la definición de innovación evolutiva también ha sido materia de arduas discusiones (Pigliucci 2008, Müller 2010, Hallgrimsson *et al.* 2012). En principio podemos decir que el término referiría a estructuras, propiedades o comportamientos cualitativamente nuevos en la historia de la vida. Las extremidades de los tetrápodos, el caparazón de las tortugas y las plumas de las aves son ejemplos clásicos de innovaciones (Müller 2010)[46]. Más allá de esta noción general, puede encontrarse una diversidad de definiciones. Entre ellas, y en consonancia con el enfoque propio de la TSE, Mayr propuso una definición provisional de innovación como cualquier estructura o propiedad recientemente adquirida que permita asumir una nueva función (Mayr 1960, en Love 2003). Sin embargo, el estudio de las novedades evolutivas prácticamente no fue abordado desde ese marco teórico. El abandono de este tema fue reconocido incluso por el propio Mayr, quien admitió posteriormente la importancia de las innovaciones en el estudio de la evolución (Müller 2010). En contraposición, las innovaciones fueron tradicionalmente uno de los temas estudiado desde la embriología comparada, la morfología y la paleontología, con una perspectiva más estructural que funcional (Love 2003).

A su vez, hacia la década de 1970, la discusión en torno a las novedades evolutivas comenzó a tener un rol importante en la biología evolutiva, particularmente en los debates acerca de la relación entre la micro y la macroevolución. Como adelantamos, la relación entre microevolución y macroevolución fue un tema 'simplificado' desde la TSE, al sostenerse que los fenómenos macroevolutivos podrían explicarse a través de los mecanismos microevolutivos, esto es, por acumulación de pequeños cambios graduales en las poblaciones. Al considerar a los fenómenos macroevolutivos como extensión de los microevolutivos, las innovaciones no fueron diferenciadas como tales, sino consideradas como simples variantes o variaciones de caracteres (Müller 2010). Así, el origen de las innovaciones evolutivas no fue prácticamente abordado desde la TSE. Posteriormente, como hemos adelantado en el Capítulo I, las propuestas macroevolutivas de la década de 1970, buscaron reivindicar los enfoques propios de la paleontología y la morfología para el

[46] Al profundizar en el análisis de las innovaciones en un contexto evolutivo, la delimitación de las estructuras novedosas suele restringirse. Por ejemplo, en el caso de las extremidades de los tetrápodos, al estudiar su origen a partir de las aletas de los peces, la innovación propiamente correspondería a la aparición de los huesos del autopodio (muñeca y dígitos) y no a toda la extremidad, tal como desarrollaremos más adelante en esta sección (Wagner y Chiu 2001, Nuño de la Rosa *et al.* 2014).

estudio de la evolución, destacando la importancia del análisis morfométrico, tanto de fósiles como de especies actuales (Eldredge y Gould 1972, Gould y Eldredge 1977, Alberch *et al.* 1979, Wake *et al.* 1983, Seilacher 1984), y también de la embriología (Gould 1977). Junto con estas reivindicaciones, se retomaron y profundizaron las discusiones y estudios acerca del origen y el significado de las innovaciones evolutivas.

En las últimas décadas, en el marco de la evo-devo, el tema de las innovaciones cobró gran relevancia, encontrándose fuertemente presente tanto en diversas propuestas y discusiones teóricas como en trabajos experimentales. En la primera reunión de la sub-división de evo-devo en la Sociedad de Biología Integrativa y Comparada en el año 2000 fue destacado el objetivo del nuevo campo de abordar el estudio de las innovaciones, así como la importancia de este tema para la propia subdisciplina:

> "[La evo-devo] puede conducir a una explicación mecanística del origen de las innovaciones evolutivas y de los planes corporales (…) Las innovaciones evolutivas y el origen de los planes corporales son difíciles de comprender en los términos de la genética de poblaciones, ya que involucran cambios radicales en la arquitectura genética y en el desarrollo de los fenotipos (…) las innovaciones evolutivas se encuentran por fuera del alcance de cualquier programa de investigación actual. A través de su contribución a la solución de esa pregunta, evo-devo expande realmente el rango explicativo de la teoría evolutiva. Pensamos que ésta es el área en la cual la evo-devo tendrá un impacto más duradero en la teoría evolutiva y en la biología en general (…) vemos en el problema de la innovación y la evolución de los planes corporales, una oportunidad única para la evo-devo de desarrollar su propia identidad independiente como programa de investigación" (citado en Love 2007, p. 268)[47].

[47] "[Evo-devo] may lead to a mechanistic explanation of the origin of evolutionary innovations and the origin of body plans(…)Evolutionary innovations and the evolution of body plans are hard to understand in population genetic terms since they involve radical changes in the genetic/developmental architecture of the phenotype (…) evolutionary innovations are outside the scope of any current research program. Through its contribution to the solution of that question, [Evo-devo] genuinely expands the explanatory range of evolutionary theory. We think that this is the one area where [Evo-devo] will have its most lasting impact on evolutionary theory and biology in general (…) we see in the problem of innovation and the evolution of body plans a unique opportunity for [Evo-devo] to develop its own independent identity as a research program." (citado en Love 2007, p. 268).

En este sentido, varios autores han destacado la imposibilidad de abordar el origen de las innovaciones desde el marco teórico de la TSE. La evo-devo vendría entonces a realizar aportes específicos allí donde aquel enfoque no logró brindar explicaciones satisfactorias, dado que:

> "La investigación acerca de la selección y la adaptación puede decirnos por qué un rasgo persistió y se expandió, pero no puede decirnos de dónde proviene ese rasgo. Es por eso que la biología evolutiva se intersecta inevitablemente con la biología del desarrollo, y es por eso también que las explicaciones satisfactorias de la causalidad última (evolutiva) deben incluir siempre tanto al estudio de la selección como al de las causas próximas" (West-Eberhard 2003, p. 197)[48].

Asimismo, Müller (2010) explica los aportes de la evo-devo respecto de este tema a partir de la siguiente propuesta de clasificación de las innovaciones evolutivas en tres tipos: a) las innovaciones de tipo I: corresponderían al origen de las principales estructuras de los diferentes planes corporales de los metazoos, la mayor parte de los cuales se generaron en la explosión del cámbrico; b) novedades de tipo II: correspondientes a los nuevos elementos estructurales que se agregan a un plan corporal ya establecido (por ejemplo, caparazones o plumas); c) novedades de tipo III: corresponden a grandes cambios en caracteres ya existentes en los planes corporales. Mientras que estas últimas innovaciones constituirían cambios cuantitativos que podrían explicarse a través de los mecanismos generales de variación genética y selección propios del estudio de la microevolución en el marco de la TSE, eso no ocurriría con los otros dos tipos de novedades. Por ejemplo, en relación con las innovaciones de tipo I, varios elementos han llevado a la propuesta de que el 'mapeo' cercano entre el genotipo y las características morfológicas sería una condición derivada en la evolución de los organismos multicelulares, por lo cual el estudio de este tipo de innovaciones desde un abordaje genético no sería el más adecuado (Newman y Müller 2000, Newman y Bath 2009, Newman 2010). En este sentido, se ha destacado que

[48] "Research on selection and adaptation may tell us why a trait persisted and spread, but it will not tell us where a trait came from. This is why evolutionary biology inevitably intersects with developmental biology, and why satisfactory explanations of ultimate (evolutionary) causation must always include both proximate causes and the study of selection" (West-Eberhard 2003, p. 197).

las causas principales del origen de nuevos planes corporales y grandes cambios morfológicos serían mecanismos 'epigenéticos', refiriendo así (en un sentido diferente al desarrollado en la sección II.3.1) a aquellos que surgen de las propiedades autónomas o de auto-organización de células y tejidos, y que no corresponden a la ejecución determinística de programas genéticos (Müller 2010). Más específicamente, en estas propuestas, se entiende por mecanismos epigenéticos a aquellos que surgen de las propiedades físicas de agregados celulares y tejidos en interacción con el medio que los rodea. Las interacciones del metabolismo celular con el ambiente físico-químico de las células, y las interacciones de masas de tejido con el ambiente físico y con otros tejidos, serían en este marco los elementos fundamentales para explicar el origen de las innovaciones, tales como el surgimiento de las extremidades en los vertebrados. Luego del establecimiento de los principales planes corporales y del origen de innovaciones morfológicas, la morfogénesis pasaría de estar guiada principalmente por factores físicos a estar gobernada por circuitos genéticos, dado que tal control favorecería la estabilización y mantenimiento de los fenotipos morfológicos y la integración del desarrollo, dando origen así a los "programas de desarrollo". Es decir que el origen de las innovaciones y su 'fijación' estarían gobernados por procesos diferentes. Por eso, para indagar acerca del origen de las primeras estructuras corporales incluidas entre las novedades de tipo I, Müller (2010) propone focalizar el análisis en las propiedades físicas de los agregados de células y tejidos, ya que es probable que los genes no hayan tenido un rol preeminente en esa etapa. Desde esta perspectiva, las interacciones entre moléculas, células y tejidos también tendrían un rol fundamental en el origen de novedades de tipo II, dado que la evolución actuaría sobre sistemas de desarrollo altamente integrados, por lo cual los cambios en alguno de sus componentes necesariamente acarrearían cambios en los demás niveles de organización que conforman los sistemas de desarrollo.

Comenzando con el análisis de las características complejizantes, encontramos presente entonces el énfasis en las interacciones entre entidades de diferentes niveles en el estudio de las innovaciones evolutivas desde la perspectiva de la morfología y embriología comparadas (Shubin *et al.* 1997, Jernvall *et al.* 2000, Salazar-Ciudad y Jernvall 2002, Chaturvedi *et al.* 2005, Tokita *et al.* 2007, Nuño de La Rosa *et al.* 2014). Varios de estos estudios se han centrado en la indagación de las interacciones entre productos génicos,

células y tejidos involucrados en los procesos morfogenéticos de ciertas estructuras. Nos detendremos en un caso particular para mostrar claramente esta característica. Algunos autores han propuesto modelos centrados en tales interacciones epigenéticas para explicar el origen de las extremidades de los tetrápodos (Newman y Müller 2005, Nuño de La Rosa *et al.* 2014). En este caso, la innovación principal estaría dada por el autopodio (huesos de la muñeca y dígitos), dado que el pez ancestral en el cual se habrían originado las extremidades de los tetrápodos tendría ya los demás elementos óseos de la extremidad. Newman y Müller (2005) han propuesto un modelo basado en la dinámica de difusión de moléculas que actúan como señales que regulan el movimiento y las interacciones entre las células para explicar el patrón de condensación de las células mesenquimáticas que generarían el autopodio. Las interacciones genético-moleculares involucradas en este proceso cumplen los requerimientos de los mecanismos de reacción-difusión de Turing, que generan patrones espaciales discontinuos. Basándose en ese modelo, los autores elaboraron una simulación computacional que logra predecir el patrón de organización de células del autopodio. A partir de estos resultados, se propone que las propiedades biomecánicas de moléculas y células tendrían un rol fundamental en los procesos tempranos de formación de tejidos, y ese elemento debería ser tenido en cuenta a la hora de investigar el origen de las innovaciones. Las redes de regulación génica involucradas en el desarrollo de los huesos de las extremidades (en las cuales se han centrado la mayor parte de los trabajos de evo-devo, como veremos en la sección II.3.4) cobrarían un rol más importante en la regulación posterior de los procesos de diferenciación celular y condrogénesis de los huesos de las extremidades.

En relación con este ejemplo cabe destacar la importancia de la utilización de simulaciones matemático-computacionales de los procesos morfogenéticos para investigar la dinámica de las interacciones entre moléculas, células y tejidos en los trabajos acerca de la morfología y embriología comparadas (Jernvall *et al.* 2000, Salazar-Ciudad y Jernvall 2002, Chaturvedi *et al.* 2005). Esta metodología novedosa permite generar modelos tanto de la morfogénesis como de la posible evolución de nuevos caracteres morfológicos. Así, el programa de la embriología y morfología comparadas se solapa en gran medida con el programa de evo-devo que Müller denomina biología teórica[49]. Desde este enfoque se han

[49] Este es otro motivo por el cual no trataremos al programa de la biología teórica en sí mismo.

elaborado modelos computacionales de diferentes aspectos del desarrollo tales como la expresión génica, la diferenciación y comportamiento celulares, y la formación de tejidos y estructuras. En conclusión, encontramos en el estudio de las innovaciones desde la perspectiva de la morfología y embriología comparadas el énfasis en las interacciones como elemento complejizante, involucrando principalmente en este caso a los niveles genético-molecular, celular y tisular.

Por otra parte, en el estudio de las innovaciones, encontramos también el abordaje simultáneo de procesos que se desarrollan en diferentes escalas temporales. Tradicionalmente, las innovaciones evolutivas se han relacionado con el surgimiento de los *taxa* de rango superior, aunque esto ha sido materia de discusión (Pigliucci 2008). Algunos autores han propuesto que para considerar a una característica como una innovación, aquella debería vincularse con el surgimiento de nuevos *taxa* (tal es, por ejemplo, la postura de Mayr, descrita en Pigliucci 2008). Si bien en la bibliografía encontramos que este requisito no es siempre considerado, algunas de las innovaciones más estudiadas (tales como el caso de las extremidades de los tetrápodos) parecieran cumplirlo. Así, el estudio de las innovaciones formaría parte importante de la macroevolución, incorporando el tiempo correspondiente a esos procesos, además del tiempo propio de los procesos del desarrollo. Así encontramos en el programa de la embriología y morfología comparadas la integración de procesos que transcurren en diferentes escalas temporales, tal como desarrollaremos más extensamente en el Capítulo V.

Por último, mencionaremos brevemente qué ocurre en este programa de investigación con las otras dos características complejizantes de nuestro análisis. Con respecto a la combinación de la búsqueda de generalizaciones y el estudio de las singularidades, encontramos que efectivamente ambos elementos se encuentran presentes en el enfoque de la embriología y morfología comparadas. En el caso del origen de las extremidades de los tetrápodos que hemos descrito tal combinación se evidencia en la propuesta de mecanismos basados en propiedades físico-químicas generales de los tejidos para explicar fenómenos evolutivos singulares y particulares. A su vez, con respecto a la característica complejizante restante (la integración del ambiente y los organismos), si bien este elemento no ha sido central en este programa de investigación, sí se ha propuesto al ambiente como un factor iniciador de innovaciones, particularmente a través del mecanismo

de inducción ambiental (West-Eberhard 2003, Müller 2010). Pero este elemento complejizante ha tenido un rol mayor en el programa de investigación de la eco-evo-devo, el cual analizaremos a continuación.

II.3.3. El campo de la eco-evo-devo: la re-integración de los organismos y el ambiente

Recientemente, algunos autores comenzaron a cuestionar que las propuestas de la evo-devo de implementación de un enfoque jerárquico y sistémico de los procesos de evolución y desarrollo parecían restringirse al estudio de sistemas limitados por la membrana del embrión (Gilbert y Bolker 2003, Griffiths y Gray 2004, Gilbert y Epel 2009). Estos autores comenzaron a destacar entonces la importancia de factores ambientales, tales como competidores, predadores, simbiontes, factores físicos, entre otros, en el desarrollo de los fenotipos y también en su evolución (Gilbert y Bolker 2003, Stone y Hall 2006, Gilbert y Epel 2009, Abouheif *et al.* 2014). En los últimos años, el estudio de los cambios que el ambiente genera en los organismos durante su desarrollo cobró mayor relevancia, resaltándose también la posibilidad de transmisión transgeneracional de esos cambios y sus implicancias evolutivas. El creciente reconocimiento de la importancia del estudio de estas temáticas ha llevado al surgimiento de una denominación específica para este campo de investigación: biología evolutiva ecológica del desarrollo (eco-evo-devo). Este campo se centraría entonces en el estudio de las implicancias evolutivas de las interacciones de los organismos en desarrollo con su ambiente (Gilbert y Bolker 2003, Gilbert y Epel 2009).

Cabe mencionar que los temas de investigación propios de eco-evo-devo no son novedosos. En muchos casos se rescatan temáticas y propuestas de importantes autores previos, tales como Conrad Waddington o Ivan Schmalhaussen, y líneas de investigación que a lo largo del siglo XX se centraron en los vínculos entre la evolución, el desarrollo y la ecología. Como desarrollaremos a continuación, estas propuestas contrastan con la concepción del rol del ambiente en la TSE, el cual describiremos aquí brevemente dado que desarrollaremos este tema en el capítulo siguiente. En el marco de la TSE, el ambiente posee un rol fundamental de 'filtro o tamiz' de la variabilidad biológica en el contexto de la acción de la selección natural, al ser la escasez de algún recurso la causa de la supervivencia o reproducción diferencial de los organismos. El ambiente es conceptualizado así como

‘exterior’ e, incluso, antagónico a los organismos (Lewontin 2000 [1998]). Además, desde la TSE, se consideró que los cambios inducidos por el ambiente en los organismos en desarrollo no podrían ser heredables y, por lo tanto, no tendrían consecuencias evolutivas. El ambiente no tendría entonces un rol relevante en la generación de variabilidad heredable, sino únicamente en la selección de tal variabilidad[50].

En contraposición a la perspectiva de la TSE, desde la eco-evo-devo, los factores ambientales no se conciben sólo como factores selectivos sino que se destaca su rol instructivo, necesario para el desarrollo de los organismos, y también su papel en la generación de variabilidad heredable. Estas propuestas han resaltado principalmente dos fenómenos en los cuales se evidencian estos nuevos roles del ambiente: la plasticidad fenotípica o del desarrollo, y los procesos de inducción ambiental (West-Eberhard 2003 y 2005, Pigliucci *et al.* 2006, Suzuki y Nijhout 2008, Badyaev y Oh 2008, Fusco y Minelli 2010, Moczek *et al.* 2011, Abouheif *et al.* 2014). A continuación definiremos y describiremos brevemente cómo se abordan estos temas desde la perspectiva de la eco-evo-devo, para luego analizar las características complejizantes presentes.

En primer lugar, la plasticidad fenotípica es generalmente entendida como una “propiedad de genotipos individuales de producir diferentes fenotipos al estar expuestos a diferentes condiciones ambientales” (Pigliucci *et al.* 2006, p. 2363)[51]. Algunos autores, tales como Mary Jane West-Eberhard, proponen una perspectiva más amplia al referir a la plasticidad del desarrollo, dado que destacan que los organismos en desarrollo tienen la capacidad de ‘responder’ a cambios tanto externos como internos, y que tal capacidad de respuesta es fundamental en la evolución fenotípica:

> “Por ‘capacidad de respuesta’ y ‘plasticidad del desarrollo’ no me refiero únicamente a la plasticidad fenotípica en el sentido en que generalmente es utilizado el término, para referir sólo a la capacidad de responder al ambiente externo. Por el contrario, incluyo la capacidad de respuesta a la acción de genes, que pueden

[50] Las diferentes concepciones acerca del ambiente en la biología evolutiva, la biología del desarrollo y la evo-devo serán el tema central del capítulo siguiente, por lo cual no nos explayaremos aquí en este tópico.

[51] “(…) a property of individual genotypes to produce different phenotypes when exposed to different environmental conditions” (Pigliucci *et al.* 2006, p. 2363).

> modificar el ambiente interno de otros genes y de elementos fenotípicos entre las células, con efectos que se extienden hacia niveles superiores de organización y de respuesta. Cualquier estímulo, ya sea proveniente del genoma, como una mutación, o del ambiente externo, como un cambio en la temperatura, un patógeno, o la opinión de un padre, tiene un efecto sobre el desarrollo sólo si el fenotipo preexistente tiene la capacidad de responder a él" (West-Eberhad 2005, p. 6544)[52].

A su vez, una diversidad de factores ambientales puede desencadenar respuestas plásticas (entre los más estudiados se encuentran la dieta, la densidad poblacional, la temperatura y el fotoperiodo). En un sentido amplio, la plasticidad no refiere únicamente a respuestas adaptativas sino también a las 'restricciones' (bioquímicas, fisiológicas, del desarrollo) propias de cualquier organismos (Pigliucci *et al.* 2006). Así, desde esta perspectiva, la plasticidad fenotípica o plasticidad del desarrollo es considerada como una propiedad fundamental e inmanente de todos los seres vivos (West-Eberhard 2003, 2005).

Por otra parte, la inducción ambiental puede definirse como la generación de variantes fenotípicas evolutivamente relevantes debido a algún estímulo ambiental. Por ejemplo, dos tipos de fenotipos adaptativos inducidos por el ambiente que han sido reconocidos y estudiados desde fines del siglo XIX son las denominadas fenocopias (fenotipos producidos por el ambiente que imitan fenotipos producidos por alelos mutantes) y los ecotipos (subespecies que constituyen fenotipos característicos de la especie en un rango geográfico particular). Un ejemplo ampliamente estudiado es el de las fenocopias y ecotipos de varias especies de mariposas que presentan distintos patrones de pigmentación en las alas en diferentes zonas geográficas. Sometiendo experimentalmente a las larvas de mariposas a diferentes temperaturas se generan patrones de pigmentación que imitan a los propios de diferentes subespecies que habitan en zonas geográficas con distintas temperaturas (es decir, se obtienen diferentes ecotipos) (Gilbert y Epel 2009).

---

[52] "By 'responsiveness' and 'developmental plasticity' I do not mean just phenotypic plasticity in the way that term is usually used, to mean only responsiveness to the external environment. Rather, I include responsiveness to the action of genes, which may modify the internal environment of other genes and phenotypic elements within cells, with effects that extend outward to higher levels of organization and responsiveness. Any new input, whether it comes from the genome, like a mutation, or from the external environment, like a temperature change, a pathogen, or a parental opinion, has a developmental effect only if the preexisting phenotype is responsive to it." (West-Eberhad 2005, p. 6544).

A su vez, desde la eco-evo-devo se ha destacado que la inducción ambiental cobra un rol fundamental en la evolución al reconocerse que los fenotipos tienen la capacidad de responder a estímulos ambientales (debido a su plasticidad) y que la selección natural actúa sobre los fenotipos (West-Eberhard 2003 y 2005). La terminología y los modelos utilizados para describir diferentes procesos que involucran inducción ambiental y selección natural son variados y difieren entre autores, utilizándose incluso denominaciones diferentes para un mismo proceso (West-Eberhard 2003, Abouheif *et al.* 2014). Básicamente, en la literatura actual, han sido mayormente estudiados dos tipos de procesos: la acomodación genética y la asimilación genética. Siguiendo a West-Eberhard, una de las principales autores que han desarrollado estas temáticas, la acomodación genética es el cambio genético cuantitativo en la frecuencia de genes que afectan la regulación o la forma de un nuevo rasgo (West-Eberhard 2005). Para comprender esta definición es necesario presentar el escenario general en que se considera la evolución por selección natural desde esta perspectiva. En primer lugar, se origina una nueva variante del desarrollo cuando un nuevo estímulo inicial (que puede ser tanto una mutación como un cambio en el ambiente) afecta a un fenotipo preexistente. Tal fenotipo, debido a la plasticidad propia del desarrollo, puede reorganizarse (proceso denominado comúnmente 'acomodación fenotípica'), ajustándose al cambio acontecido. Asimismo, la recurrencia del factor inicial (ambiental o mutacional) provoca que el nuevo fenotipo se expanda en la población. Surge así un grupo de individuos que expresan el nuevo rasgo. Si además el nuevo fenotipo tiene efectos sobre la aptitud o *fitness* (es decir, si su presencia se correlaciona con la supervivencia o reproducción diferencial de los organismos que lo expresan) ocurre la selección sobre las variantes de formas o de regulación del nuevo rasgo. Finalmente, si la variante fenotípica seleccionada tiene un componente genético, entonces la selección genera acomodación genética, esto es, cambio evolutivo adaptativo que involucra cambio de las frecuencias génicas[53].

A su vez, en muchos casos de acomodación genética, la selección natural puede actuar específicamente sobre la regulación de la expresión del nuevo fenotipo. En algunos

[53] Además desde estas perspectivas se han señalado varios motivos por los cuales los fenotipos originados a partir de la inducción ambiental podrían tener un mayor potencial evolutivo que aquellos que surgen a partir de nuevas mutaciones. Algunos de tales motivos coinciden con aquellos propios de las variantes epigenéticas que hemos mencionado en la sección II.3.1 (West-Eberhard 2003 y 2005).

casos, puede ocurrir que la expresión del nuevo fenotipo no sea ventajosa en cualquier circunstancia (por ejemplo, cuando una población habita en condiciones ambientales cambiantes, por lo cual no hay una variante que sea siempre más ventajosa que otra). En estos casos puede ser seleccionada la capacidad de expresión de diferentes fenotipos según se encuentre presente o no el factor ambiental inductor. Por ejemplo, la larva de la especie de polilla *Manduca sexta* (gusano del tabaco) posee generalmente coloración verde, la cual le permite mimetizarse con las hojas y funciona como defensa frente a los predadores. Por otra parte, una especie emparentada presenta polifenismo para el color: las larvas que eclosionan en verano poseen coloración verde mientras que aquellas que eclosionan en invierno poseen color negro, lo cual ayudaría a aumentar la absorción de energía solar en la época fría. Este polifenismo ha sido imitado en poblaciones experimentales de *Manduca sexta* mediante selección artificial por temperatura, es decir que se ha logrado inducir la plasticidad del caracter mediante un factor ambiental (Suzuki y Nijhout 2006, comentado también en Gilbert y Epel 2009)[54]. Cabe destacar que, si bien este experimento muestra que es posible que se originen nuevos fenotipos en una especie de manera experimental mediante inducción, tal posibilidad ha sido muy discutida y es común la consideración de que es necesario profundizar en su estudio para establecer la importancia de estos mecanismos en la evolución en poblaciones naturales (de Jong 2005, Pigliucci *et al.* 2006, Pfennig *et al*. 2010, Moczek *et al.* 2011).

En contraposición, puede suceder que el rasgo inducido por el ambiente sea ventajoso en cualquier circunstancia. En este caso la selección sobre la regulación de la expresión del rasgo puede provocar la disminución de la influencia ambiental como estímulo para la generación del mismo. Esta situación puede ocurrir dada una propiedad fundamental de los mecanismos regulatorios del desarrollo que West-Eberhard denomina intercambiabilidad entre la influencia de los genes y del ambiente sobre el control de ciertos eventos del desarrollo. La intercambiabilidad entre la influencia de los genes y del ambiente sería responsable, por ejemplo, de la generación de fenocopias (West-Eberhard 2003).

[54] Además, en este caso, el mecanismo regulatorio (hormonal) de este polifenismo ha sido dilucidado. El conocimiento de vías hormonales responsables de la regulación de la expresión de los fenotipos en los casos de inducción es relevante para los estudios de acomodación genética dada la importancia de las señales hormonales en el direccionamiento del desarrollo de diferentes fenotipos.

Por otra parte, la asimilación genética sería un caso particular de acomodación genética que comienza con inducción ambiental y procede hacia la fijación del nuevo rasgo en la población[55] (West-Eberhard 2003, 2005). Esto puede ocurrir en un escenario similar al planteado en el párrafo anterior, en el cual el nuevo fenotipo es ventajoso en cualquier circunstancia, por lo cual es seleccionada la disminución de la sensibilidad a factores ambientales del nuevo fenotipo, y éste pasa a expresarse constitutivamente (es decir, aún en ausencia del factor ambiental inductor). La asimilación genética se ha propuesto como un mecanismo involucrado en algunos casos de especiación, tal como el origen de nuevas especies de mariposas a partir de especies polifénicas que se extienden a nuevos ambientes (West-Eberhad 2003). También se ha dado la asimilación genética de manera experimental en los mencionados experimentos con el gusano del tabaco, en las cuales se obtuvieron, tras algunas generaciones, líneas monomórficas que presentaban color negro independientemente de la temperatura a la que fueran criadas (Suzuki y Nijhout 2006).

A lo largo de los capítulos subsiguientes profundizaremos en diferentes aspectos de las propuestas que incorporan la inducción ambiental como mecanismo evolutivo. A partir de lo descrito hasta aquí señalaremos brevemente las características complejizantes presentes en la eco-evo-devo. La primera característica complejizante que sobresale en este caso es la reintegración del estudio de los organismos en relación con su medio ambiente. Como desarrollo, estas propuestas incorporan nuevos roles del ambiente respecto de aquellos considerados en la TSE, en la cual éste se destacó su rol de 'filtro' sobre la variabilidad biológica. En contraposición, en la eco-evo-devo, si bien el ambiente continúa considerándose como exterior a los organismos, la idea de que nuevas variantes fenotípicas surgen de la interacción de factores ambientales directamente con los organismos implica una mayor integración entre ambos, dado que la información ambiental se incorpora de forma directa en el desarrollo. Esta idea puede verse claramente expresada en la noción de intercambiabilidad de la influencia de los genes y del ambiente como generadores de nuevos fenotipos durante el desarrollo. El ambiente se presenta en ese caso con el mismo rol que los genes, factores 'internos' propios de los organismos o sistemas del desarrollo. Discutiremos y desarrollaremos extensamente esta consideración en el capítulo siguiente, en el cual

[55] El término 'asimilación' es utilizado actualmente en estas propuestas con un significado diferente al dado originalmente por Waddington (West-Eberhard 2003, Abouheif *et al.* 2014).

profundizaremos en las diferencias en la concepción de la relación entre los organismos y su ambiente entre ambos enfoques.

A su vez, otra característica compleja que encontramos en eco-evo-devo es la importancia dada a las interacciones, específicamente a aquellas entre los organismos con el ambiente, tal como se evidencia en el mecanismo de inducción ambiental. Además, estos trabajos también buscan dilucidar los mecanismos (fisiológicos, epigenéticos, entre otros) involucrados en la generación de los nuevos fenotipos, por lo cual también se consideran otros niveles de organización involucrados en estos procesos. También encontramos aquí la politemporalidad de los procesos biológicos al abordarse los vínculos entre cambios que ocurren durante el desarrollo de los organismos y procesos evolutivos (tales como la especiación). Específicamente, en eco-evo-devo se encuentran fuertemente vinculados los procesos ecológicos, sincrónicos, de interacción de los organismos con su medio ambiente, con los procesos trans-generacionales, diacrónicos, y evolutivos. Al mismo tiempo, los ejemplos y modelos descritos muestran otra de las características complejizantes presentes en estas propuestas: la historización de los aspectos estructurales y organizacionales al abordar la evolución de nuevos fenotipos.

Por último, también encontramos en el campo de la eco-evo-devo el estudio de características propias de sistemas de desarrollo específicos combinado con la propuesta de mecanismos generales de evolución y desarrollo. Efectuaremos aquí una apreciación que, en cierta medida, resulta válida no sólo para el caso de la eco-evo-devo sino también para todos los programas de la evo-devo. Tradicionalmente, la biología evolutiva y la biología del desarrollo han utilizado un número limitado de especies como 'modelos biológicos'. En el caso de la biología del desarrollo, se identifican como modelos ampliamente extendidos *Xenopus* (rana), *Gallus* (pollo), *Drosophila*, *Mus (ratón), Caenorhabditis elegans, Arabidopsis*, y *Danio rerio* (pez cebra) (Gilbert y Epel 2009, Bolker 2014). La elección de tales modelos se vinculó tanto con su practicidad como con los temas, objetivos y preguntas propios de esa subdisciplina. Pero ¿qué ocurre con tales modelos en función de los objetivos y preguntas de la evo-devo?:

> "Las preguntas y modelos de evo-devo se superponen en cierta medida con las de la biología del desarrollo; cuando ésto ocurre, los modelos de desarrollo habituales

funcionan bien. Pero donde los campos divergen, también lo hacen los criterios de utilidad de los modelos. La mayor parte de la biología del desarrollo moderna se centra en mecanismos profundamente conservados y tiene una perspectiva predominantemente internalista, centrada en los genes. Por lo tanto, ha favorecido (y construido) especies modelo cuyo desarrollo es fuertemente canalizado, y sistemas experimentales en los cuales los factores ambientales están estrechamente controlados. Por el contrario, la biología evolutiva estudia principalmente patrones y efectos de la variación y el rol de la variación en las interacciones de los organismos con el ambiente. Por lo tanto, la evo-devo se encuentra en el límite entre dos disciplinas biológicas con contextos experimentales y epistemológicos radicalmente diferentes. Como la biología del desarrollo, evo-devo necesita modelos que ofrezcan acceso a los detalles de los mecanismos genéticos y ontogenéticos; y como la biología evolutiva, debe dar cuenta de la variación y el contexto. En evo-devo mecanismos, variación y contexto son importantes, y los modelos habituales y los nuevos cumplen roles complementarios"[56] (Bolker 2014, p. 52)

En términos generales podemos decir que en el marco de la TSE y, en particular, desde los modelos de la genética de poblaciones, el objetivo fue el estudio y la teorización acerca de mecanismos y procesos generales de cambio evolutivo. También la biología del desarrollo se centró en mecanismos de desarrollo, en gran medida, generales. En evo-devo, en cambio, la recuperación del estudio del organismo, de los diferentes niveles de organización de la vida, de sus interacciones y características de desarrollo de sistemas específicos, implicó la diversificación tanto de objetivos como de objetos de estudio, incorporándose así el estudio

[56] "Evo-devo questions and models overlap those of developmental biology to some extent; where this occurs, standard developmental models work well. But where the fields diverge, so do the criteria for useful models. Most modern developmental biology focuses largely on deeply conserved mechanisms and has a predominately internalist, gene-centered focus. It has thus favored (and constructed) model species with strongly canalized development, and experimental systems where environmental factors are tightly controlled. In contrast, evolutionary biology is primarily concerned with patterns and effects of variation, and the role of that variation in individuals' interaction with their environment. Thus, evo-devo is situated at the boundary between two biological disciplines with radically different epistemological and experimental contexts. Like developmental biology, evo-devo needs models that offer access to the details of genetic and ontogenetic mechanisms; and like evolution, it has to account for variation and context. In evo-devo, mechanism, variation, and context all matter, and standard and new models play complementary roles." (Bolker 2014, p. 52).

de lo singular y específico de cada uno de los diversos fenómenos involucrados en la evolución y el desarrollo de los organismos. Este objetivo de relacionar mecanismos generales de evolución y desarrollo con estructuras (innovaciones o fenotipos novedosos) particulares de cada especie también constituye un elemento complejizante presente en la evo-devo. Iremos ampliando y profundizando en estas características a lo largo de los diferentes capítulos de la Tesis.

II.3.4. Genética evolutiva del desarrollo: interacciones y politemporalidad

En la actualidad, la genética evolutiva del desarrollo constituye sin lugar a dudas el programa de evo-devo más representado. Como adelantamos, este programa se centra en el estudio de los genes que controlan el desarrollo y de las redes de regulación génica asociadas a la evolución del mismo. Müller (2008) distingue dentro de este programa dos sub-campos de estudio: uno centrado en la dilucidación de los 'genes que controlan el desarrollo' de diferentes planes corporales (por ejemplo, el trabajo de Lee *et al.* 2003) y otro que investiga la regulación genética del desarrollo (tales como Abouheif y Wray 2002). Así, este programa se vincula estrechamente con la biología del desarrollo, en la cual se difundió ampliamente el enfoque centrado en el estudio de los genes y las redes de regulación del desarrollo:

> "Con la mejor comprensión de la naturaleza de los genes y de los procesos de regulación génica, el desarrollo es visto cada vez más como un procesos orquestado por los productos de los genes. (…) La forma en que los genes son encendidos y apagados en diferentes células durante el curso del desarrollo de los animales constituye un programa regulatorio exquisitamente orquestado, cuyas características recién ahora están siendo conocidas en forma detallada. Si la diversidad morfológica es completamente una cuestión de desarrollo, y si el desarrollo resulta de programas de regulación génica, entonces ¿la evolución de la diversidad se encuentra directamente relacionada con la evolución de programas de regulación genéticos? En pocas palabras, sí. Pero para comprender cómo ha evolucionada la diversidad primero debemos comprender los mecanismos de regulación génica que

operan en el desarrollo. En otras palabras, ¿cuál es el conjunto de herramientas genéticas del desarrollo y cómo éste opera en la construcción de los animales?" (Carroll *et al.* 2005, p. 13)[57].

Las primeras indagaciones acerca de este conjunto de herramientas mostraron que éste se compone de pocos genes, la mayor parte de los cuales codifica para factores de transcripción o componentes de caminos de señalización, es decir que controlan, directa o indirectamente, la expresión de otros genes. Así la regulación de la expresión génica fue constituyéndose como el principal objeto de estudio de este programa de investigación. Otra característica importante de este *kit* genético es que se encuentra ampliamente conservado en diferentes *phyla*. Entre los principales elementos de este *kit* se encuentran, como adelantamos, los genes *Hox.* Estos genes fueron primeramente descubiertos en *Drosophila* como genes que especificaban la identidad de los segmentos corporales desde etapas tempranas del desarrollo. Posteriormente se descubrió que los genes *Hox* se encuentran presentes en diversos *phyla* animales, regulando también aspectos fundamentales del desarrollo en cada uno de ellos.

A su vez, las innovaciones también constituyen uno de los temas fundamentales abordados en este programa de investigación. Obviamente, a diferencia del enfoque dado al estudio de este tema en el programa de la embriología y morfología comparadas, los genes "que controlan el desarrollo" tienen un rol central en el estudio de las novedades evolutivas desde esta perspectiva:

"Las nuevas estructuras requieren la evolución de nuevos programas de desarrollo. Para comprender el origen de las novedades evolutivas debemos mirar nuevamente el control genético del desarrollo. ¿Han evolucionado nuevos genes que regulan el

[57] "With better understanding of the nature of genes and the process of gene regulation, development has been increasingly viewed as a process orchestrated by the products of genes. (…) How genes are turned on and off in different cells over the course of animal development is an exquisitely orchestrated regulatory program whose features are only now coming into detailed view. If morphological diversity is all about development, and development results from genetic regulatory programs, then is the evolution of diversity directly related to the evolution of genetic regulatory programs? Simply put, yes. But to understand how diversity evolves, we must first understand the genetic regulatory mechanisms that operate in development. In other words, what is the genetic toolkit of development and how does it operate to build animals?" (Carroll *et al.* 2005, p. 13).

desarrollo para esculpir nuevas partes del cuerpo? ¿O son *viejos* genes reclutados para nuevos roles?" (Carroll *et al.* 2005, p. 159)[58].

La segunda opción ha terminado por ser la mayormente aceptada, por lo cual gran parte de las investigaciones que constituyen este programa de investigación abordan los cambios en las redes regulatorias y las interacciones entre genes y productos génicos (Müller 2008, Shubin *et al.* 2009, Fischer y Smith 2012). Veamos entonces si a partir de esta caracterización general de este programa de investigación, y de algunos ejemplos particulares, es posible encontrar características complejizantes en este enfoque.

En primer lugar, cabe reconocer que las interacciones tienen un rol central en los trabajos que analizan la evolución de las redes regulatorias del desarrollo. Tales interacciones se encuentran restringidas a las propias del nivel genético-molecular, esto es, entre genes reguladores y sus productos (dado que éstos son generalmente factores de transcripción de otros genes), sin incorporarse prácticamente el estudio de otros niveles. La importancia de aquellas interacciones en este programa de investigación puede observarse en la Figura I.1a, en la cual replicamos la "lógica de la regulación génica" presentada en un importante libro de referencia de genética evolutiva del desarrollo (Carroll *et al.* 2005). Allí se muestran las diferentes formas en que interactúan genes y sus productos en la regulación: caminos de señalización (que culminan con la expresión de factores de transcripción), circuitos (caminos regulatorios que concluyen en la expresión de un gen blanco de los factores de transcripción) y redes regulatorias (conjuntos de circuitos conectados entre sí de diversas maneras). A su vez, en la Figura 1b, se muestra un ejemplo particular de redes de regulación involucradas en el desarrollo de alas de *Drosophila melanogaster* (Abouheif y Wray 2002).

[58] "New structures require the evolution of new developmental programs. To understand the origin of morphological novelties, we must look again to the genetic control of development. Have new developmental regulatory genes evolved to sculpt novel body parts? Or are "old" genes recruited for new patterning roles?" (Carroll *et al.* 2005, p. 159).

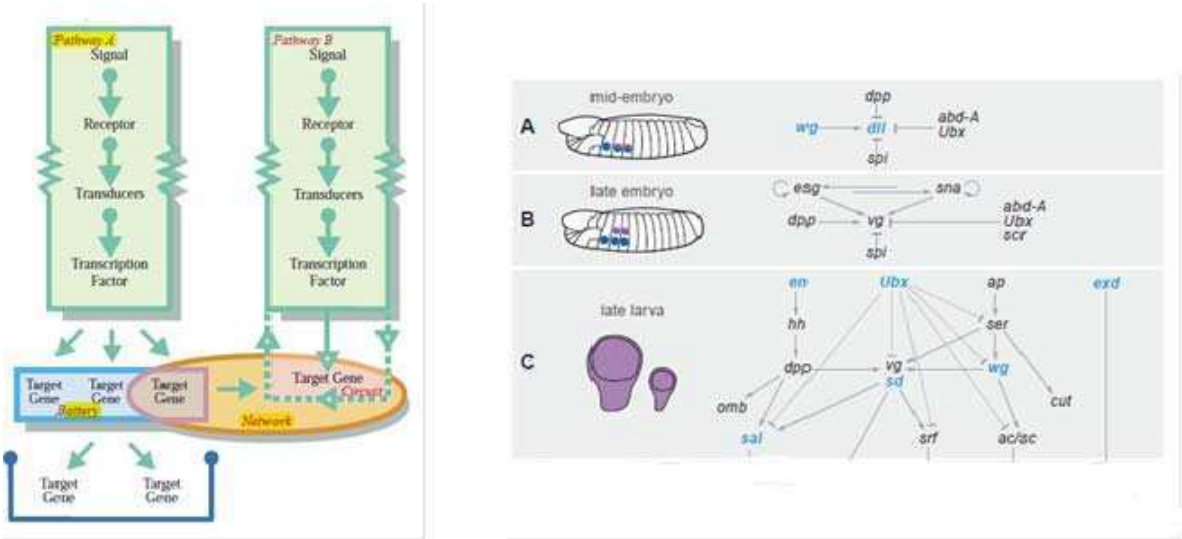

Figura II.1. a) La "lógica de la regulación génica" (Carroll *et al.* 2005, p. 60). Caminos de señalización, circuitos y redes regulatorias; en todos ellos se evidencia el rol central de las interacciones entre genes regulatorios y sus productos. *Pathway*: camino de señalización. *Signal*: señal. *Receptor:* receptor. *Transducers*: transductores de señales. *Transcription factor*: factor de transcripción. *Target gene*: gen blanco. *Circuit*: circuito. *Network*: red. **b)** Ejemplo de redes de regulación involucradas en el desarrollo de alas de *Drosophila melanogaster* (Abouheif y Wray 2002, p. 249). En cada fila se indican diferentes estadios del desarrollo embrionario y larval. Las abreviaturas correspondientes a moléculas señalizadoras y factores de transcripción que involucrados en las redes regulatorias del desarrollo de las alas en cada estadio.

A su vez, a través del estudio de los genes y redes regulatorias del desarrollo, los trabajos de este programa de investigación apuntan a indagar los cambios evolutivos en los planes corporales y las innovaciones evolutivas (Cohn y Tickle 1999, Ronshaugen *et al.* 2002, Carroll *et al.* 2005, Müller 2008, Fischer y Smith 2012). De esta manera se incorpora otra característica complejizante: la politemporalidad. Por ejemplo, en un trabajo ya clásico de genética evolutiva del desarrollo, Ronshaugen *et al.* (2002) estudiaron los genes *hox* relacionados con los planes corporales de crustáceos e insectos, con el objetivo de indagar el origen evolutivo del plan corporal hexápodo de estos últimos. Ambos grupos descenderían de un antepasado común con patas en todo el cuerpo. Mientras que los crustáceos conservaron ese plan corporal, los insectos habrían dejado de desarrollar patas en los segmentos abdominales. En este trabajo fueron identificados dos genes *hox* (*Ubx* y *AbdA)* relacionados con las diferencias en el desarrollo de patas (tanto en la ubicación como en el número de las mismas) entre ambos grupos. Además, se determinó experimentalmente que la secuencia y función de estos genes difiere en cada grupo: mientras que reprimen la

formación de patas al expresarse en el abdomen de los insectos, no lo hacen en los crustáceos. A partir del estudio de la función regulatoria del desarrollo de las patas de los genes involucrados, se concluyó que los cambios en la secuencia de estos genes de insectos determinaron su cambio de función en la historia evolutiva de ese grupo, y contribuyeron a las diferencias morfológicas con la rama que dio origen a los crustáceos. Posteriormente, se amplió la información acerca de las redes regulatorias involucradas en el desarrollo de patas en insectos y la función de aquellos genes en ese mecanismo (Carroll *et al.* 2005). Este ejemplo permite apreciar de qué manera la genética evolutiva del desarrollo busca relacionar aspectos estructurales y evolutivos de los organismos, planteando a su vez cierto vínculo entre el tiempo propio de los procesos del desarrollo y el de los procesos evolutivos.

Por último, con respecto a la relación entre las singularidades y generalizaciones como característica complejizante, Arthur (2002) ha planteado la tendencia de este programa de investigación a centrarse en patrones de expresión de genes particulares en contraposición a la búsqueda de leyes generales, tales como aquellas propias de la embriología comparada del siglo XIX (como las leyes de Von Baer y Haeckel). Sin embargo, muchos trabajos de genética evolutiva del desarrollo han hecho hincapié en los mecanismos relativamente generales del desarrollo que pueden encontrarse en diversos grupos de animales (tales como los involucrados en los patrones de segmentación corporal o la especificación de ejes de simetría de artrópodos, anélidos, entre otros grupos). Además, la genética evolutiva del desarrollo no sólo se ha centrado en las especies modelo usualmente utilizadas en biología del desarrollo, sino que también se ha extendido al estudio de novedades evolutivas y características específicas de diversas especies (Abouheif y Wray 2002, Lee *et al.* 2003, Carroll *et al.* 2005, Müller 2008). De este modo, encontramos también en este programa una combinación del estudio de características particulares de las especies con procesos y mecanismos más generales de evolución y desarrollo.

II.4. Conclusiones: complejidad y cambios epistémicos en evo-devo

Retomando el objetivo central del presente capítulo, el análisis realizado nos permitió rastrear la presencia de elementos complejizantes en los diferentes programas de

investigación de evo-devo. Al mismo tiempo, hemos presentado una variedad de propuestas que conforman este campo de estudio, lo cual nos permitirá considerar un panorama más amplio de la evo-devo y realizar un análisis más detallado de este campo en los capítulos subsiguientes. A lo largo del recorrido también hemos puntualizado algunos de los elementos novedosos, respecto del estudio de la evolución en el marco clásico de la TSE, presentes en estos programas. En esta sección retomaremos los resultados acerca de la presencia de elementos complejizantes en la evo-devo, las novedades que se plantean en el estudio de la evolución en relación con la incorporación de tales elementos, y adelantaremos algunas observaciones acerca de la integración de diferentes subdisciplinas en este campo de estudio.

Para comenzar, resumimos en la Tabla II.1 los resultados obtenidos respecto de la presencia de características complejizantes en los principales programas de investigación de evo-devo.

Programa de investigación/ Característica complejizante	**Epigenética**	**Morfología y Embriología comparadas**	**Eco-evo-devo**	**Genética evolutiva del desarrollo**
Anti-elementalidad	Sí	Sí	Sí	Sí (restringida a genes y moléculas)
Estructuras/ organización + historia	Sí	Sí	Sí	Sí (a través de cambios genético-moleculares)
Integración organismos-ambiente	Sí, pero no es central	No es central	Sí, central	No
Leyes + particularidades	Sí	Sí	Sí	Sí
Politemporalidad	Sí	Sí	Sí	Sí

Tabla II.1. Resumen de las características complejizantes halladas en los principales programas de investigación de evo-devo analizados en este capítulo. Denominamos 'anti-elementalidad' a la

consideración de un rol central de las interacciones entre entidades. Los signos '+' indican la presencia y complementación de los dos aspectos vinculados.

Tal como puede observarse en esta tabla, encontramos en todos los programas de evo-devo varias características complejizantes. En particular, cuatro de ellas parecen estar presentes en todos los programas: el rol fundamental otorgado a las interacciones entre entidades (característica que hemos denominado 'anti-elementalidad'), la relación entre la organización/estructuras estudiados y su historia evolutiva, el abordaje de la politemporalidad (específicamente, de la temporalidad propia de los procesos del desarrollo ontogenético y de la evolución), y la combinación entre la búsqueda de generalizaciones respecto de la evolución y el desarrollo de los organismos y el estudio de las particularidades de estos procesos en diversos casos específicos. Sin embargo, si bien esas cuatro características se encuentran presentes en todos los programas de investigación analizados, la manera en que algunas de ellas son incorporadas difiere entre programas. Esto ocurre, por ejemplo, con la integración del estudio de la organización/estructuras y la historia de las mismas: mientras que esta característica se expresa mediante el estudio evolutivo de estructuras morfológicas en el programa de la morfología y embriología comparadas, en la genética evolutiva del desarrollo tal historización pare referir principalmente a la organización y función de genes y moléculas[59].

En ese mismo sentido, si bien encontramos que en todos los programas de investigación las interacciones entre entidades tienen un rol fundamental, tales entidades y los niveles de organización a los cuales éstas corresponden difieren en cada uno de ellos. Una primera conclusión que surge a partir del análisis que hemos realizado es el reconocimiento de una diversidad de perspectivas con respecto a los niveles de organización involucrados en el estudio de los procesos de evolución y desarrollo ontogenético. En este sentido, el mayor contrapunto parece encontrarse entre la genética evolutiva del desarrollo (la cual se limita al estudio de las interacciones propias del nivel genético-molecular) y la eco-evo-devo, la cual se propone incorporar un nuevo elemento complejizante al incorporar factores ambientales como parte integral de los procesos de

[59] Esa historización en el programa de la genética evolutiva del desarrollo parece referir indirectamente a las estructuras morfológicas, dado que se asume una relación directa entre ellas y los genes y moléculas estudiados, como profundizaremos en los capítulos siguientes.

desarrollo y de origen de variabilidad biológica. Como se observa en la Tabla II.1, es en esta última característica complejizante -la integración de los organismos y su ambiente- en la cual se encuentran los mayores contrastes entre los programas de investigación analizados[60]. Esta diferencia, a su vez, se vincula con importantes cambios en la forma de concebir la relación de los organismos y su ambiente en ambos campos de estudio. De esta manera, el análisis efectuado nos permitió también identificar temas importantes en función de los cambios epistémicos que surgen en la evo-devo y de la integración de diferentes enfoques, en los cuales profundizaremos en los capítulos siguientes. En particular, en el próximo capítulo, profundizaremos en el estudio de las relaciones entre los organismos y su ambiente, uno de los temas en los cuales hemos identificado aquí mayores diferencias entre los distintos programas de investigación.

Antes de continuar nuestro recorrido señalaremos en lo que resta de esta sección algunos elementos relativos a la incorporación de características complejizantes en la evo-devo. Luego del análisis de las características complejizantes presentes en los diferentes programas de investigación, resulta interesante mencionar la relación que se pretende desde una perspectiva complejizante entre los enfoques que presentan diferente grado de complejidad en el estudio de un tema en común. Desde la perspectiva de la complejidad adoptada en este capítulo no se pretende eliminar los abordajes menos complejizantes sino lograr la integración dialéctica entre simplificación y complejidad. Como explicaba Morin:

> "(…) el pensamiento de lo complejo es un pensamiento rotativo, espiral… Es en este movimiento donde los procesos de disyunción, reducción, etcétera, pueden ser empleados, mantenidos, compensados, combatidos a la vez. La disyunción debe completarse con la conjunción y la transyunción: la unificación y la homogenización (reducción) deben ser corregidos por el respeto de las diversidades y heterogeneidades (…); la abstracción debe ser combatida con la idea de que no hay que extraviar en el camino las formas y existencias fenoménicas (…) Siempre hay, por tanto, doble juego en el conocimiento complejo: simplificar ↔ complejizar." (Morin 2002 p.450).

[60] Como mencionamos, el estudio de las relaciones de los organismos con su ambiente no ha sido un objetivo central de los primeros programas de evo-devo, mientras que sí se ha presentado como parte fundamental de la eco-evo-devo.

En este sentido, cabe mencionar que si bien el enfoque propio de la genética evolutiva del desarrollo pareciera no adoptar algunas de las características propias de abordajes complejos (en función de los resultados volcados en la Tabla II.1), el conocimiento que ella brinda puede jugar un rol importante en ese diálogo entre simplificación y complejización. Algo similar puede plantearse respecto de la relación entre el enfoque clásico de la TSE y las propuestas de complejización del estudio de la evolución, dado que éstas no niegan la importancia de los abordajes 'clásicos' sino que buscan una ampliación de los procesos y fenómenos involucrados en el estudio de la evolución biológica[61]. Así, si bien el predominio del programa de la genética evolutiva del desarrollo dentro de evo-devo muestra que la integración dialéctica entre abordajes con diferentes pretensiones y objetivos respecto del grado de complejidad a incorporar aún no se ha concretado, en base a la presencia de características complejizantes en las propuestas analizadas puede afirmarse que la evo-devo ha comenzado a transitar el camino hacia la construcción de un enfoque complejizante del estudio de la evolución y del desarrollo de los organismos.

Asimismo, las propuestas que parecen incorporar en mayor medida características complejizantes (tales como las de herencia epigenética, el estudio de las novedades evolutivas desde nuevas perspectivas en el programa de la embriología y morfología comparadas, y la eco-evo-devo) han presentado también cambios epistémicos importantes respecto de los abordajes clásicos de la evolución desde el marco de la TSE. En este sentido, desde algunos de estos abordajes se ha propuesto la re-conceptualización de fenómenos y procesos fundamentales de la teoría evolutiva. Uno de los ejemplos tratados en este capítulo corresponde a la herencia, tema fundamental en la biología evolutiva (y en el estudio de la vida en general). Hemos desarrollado la importante ampliación de este concepto al incluirse en las propuestas de herencia epigenética una diversidad de unidades de variación hereditaria[62]. Además, esta perspectiva implica otros cambios conceptuales

[61] Cabe aclarar que, si bien algunos de los procesos y fenómenos abordados desde estos nuevos campos no son novedosos, su estudio ha tenido un lugar marginal en el marco de la TSE. En contraposición, desde estas nuevas propuestas se busca destacar la importancia de estos tópicos y enfoques en el estudio de la evolución biológica.

[62] Cabe mencionar que las formas de herencia se amplían aún más al considerar factores ecológicos, tal como desarrollaremos en el capítulo siguiente.

asociados a la propuesta de nuevas unidades de herencia. Tradicionalmente, la primacía de los factores genéticos en la herencia se ha fundamentado en su capacidad de 'auto-replicación', la cual sería una condición necesaria para su transmisión entre generaciones (Mayr 1978 y 2001, Dawkins 1982). En contraposición, en las propuestas de herencia ampliada, se consideran dos condiciones necesarias y suficientes para que un ítem funcione como una unidad de herencia: la recurrencia en generaciones sucesivas (es decir ser transmisible entre generaciones) y presentar variación. Al considerar nuevas formas de transmisión trans-generacional de información, la 'auto-replicación' ya no sería una condición necesaria para que un ítem constituya una unidad hereditaria. En base a estos nuevos criterios, se ha propuesto la redefinición del concepto de herencia:

> "La herencia también debería ser re-definida para incorporar procesos más allá de la replicación del ADN. Sugerimos que la herencia debería definirse como los procesos de reconstrucción del desarrollo que conectan a ancestros y descendientes y generan similitud entre ellos" (Jablonka y Lamb 2007, p. 470)[63].

En función de estos cambios, desde esta perspectiva se propone incluso modificar la concepción de evolución:

> "Cuando pensamos en el cambio evolutivo, el foco debe ser la recurrencia trans-generacional de fenotipos alternativos. En otras palabras, debe haber transmisión de variaciones fenotípicas entre generaciones, y el cambio evolutivo involucra un cambio en la frecuencia de esos fenotipos transmisibles (o heredables)" (Jablonka 2006, p. 151)[64].

---

[63] "Heredity, too, needs to be redefined to incorporate processes beyond DNA replication. We suggest that heredity should be defined as the developmental reconstruction processes that link ancestors and descendants and lead to similarity between them." (Jablonka y Lamb 2007, p. 470).

[64] "However, when thinking about evolutionary change, the focus has to be on the trans-generational recurrence of alternative phenotypes. In other words, there must be transmission of phenotypic variations between generations, and evolutionary change involves a change in the frequency of such transmissible (or heritable) phenotypes." (Jablonka 2006, p. 151).

Asimismo, tal énfasis en la evolución fenotípica (en contraposición a la preponderancia del estudio de la evolución centrado en los genes desde la TSE) es además un elemento presente en diversas propuestas de ampliación de la síntesis evolutiva, caracterizadas por la crítica al centrismo del gen (Pigliucci y Müller 2010). En este sentido, otra de las principales autoras que hemos presentado también plantea una redefinición de la propia noción de evolución:

> "Defino evolución como cambio fenotípico que involucra cambio en las frecuencias génicas, no sólo cambio en las frecuencias génicas. Quiero saber qué hace que los fenotipos cambien durante la evolución: cómo comienza el cambio y cómo están involucrados los genes. El argumento central que defenderé es que el secreto para comprender la evolución es comprender primero los fenotipos, incluyendo su desarrollo y capacidad de responder al ambiente. Claro que el desarrollo y la capacidad de respuesta involucran genes. Por lo tanto intento vincular todas estas cosas – desarrollo, capacidad de respuesta, genética, selección y evolución – en un único esquema." (West-Eberhard 2003, p. 28)[65].

Cabe mencionar que desde esta postura el cambio genético sigue teniendo un rol fundamental en la evolución. Este es uno de los elementos en los cuales se evidencia la diversidad de posiciones que forman parte de la extensión de la TSE.

Continuando con los cambios involucrados en estas propuestas, la noción de desarrollo también ha sido revisada y reformulada por varios autores. En términos generales, la consideración de los procesos que forman parte del desarrollo se amplía respecto de concepciones previas, las cuales otorgaban un rol primordial a los genes. Por ejemplo, en un importante libro de biología del desarrollo se afirmaba: "[La biología del desarrollo] trata los procesos mediante los cuales los genes en el huevo fertilizado controlan

[65] "I define evolution as phenotypic change *involving* gene frequency change, not just gene frequency change alone. I want to know what makes the phenotype change during evolution: how does change start and how do the genes get involved? The central argument I will make is that the secret to understanding evolution is to first understand phenotypes, including their development and their responsiveness to the environment. Of course, development and responsiveness involve genes, as does evolution. So I attempt to tie all of these things together -development, responsiveness, genetics, selection, and evolution- in a single scheme." (West-Eberhard 2003, p. 28).

el comportamiento de las células en el embrión y así determinan su diseño, forma y gran parte de su comportamiento" (Wolpert *et al.*1998, p. V)[66]. En contraposición, entre las propuestas analizadas en este capítulo pueden encontrarse definiciones como las siguientes:

> "En este libro, 'desarrollo' es todo cambio fenotípico durante el periodo de vida de un individuo o de una unidad de organización superior. Dado que el fenotipo, tal como es definido aquí, incluye todas las características del organismo por fuera del genoma, el desarrollo comprende el cambio ontogenético en todos los elementos de su estructura además del genoma, ya sean morfológicos, fisiológicos o comportamentales" (West-Eberhard 2003, p. 32)[67].

Además, desde estas perspectivas, también son frecuentes las referencias a los vínculos entre la evolución y el desarrollo de los organismos:

> "El común denominador de todos los componentes de esta perspectiva acerca de la vida es el desarrollo: la emergencia de la forma, los procesos de transformación. En este enfoque acerca de los seres vivos (…) los procesos de desarrollo se filtran en la evolución, la genética y la ecología. En efecto, la evolución es vista como el resultado del desarrollo, mientras que la genética comprendería a aquellos procesos a través de los cuales trayectorias de desarrollo similares son transmitidas entre generaciones (…)" (Gilbert y Epel 2009, p. 403)[68].

---

[66] ''[Developmental biology] deals with the process by which the genes in the fertilized egg control cell behavior in the embryo and so determine its pattern, its form, and much of its behavior'' (Wolpert *et al.* 1998, p. v).

[67] "In this book, *development* is all phenotypic change during the lifetime of an individual or higher unit of organization. Since the phenotype, as defined here, includes every characteristic of an organism outside the genome, development encompasses ontogenetic change in all elements of structure other than of the genome, whether morphological, physiological, or behavioral" (West-Eberhard 2003, p. 32).

[68] "The common denominator of all the components of this perspective on life is development: the emergence of form, the process of becoming. In this view of living beings (…), the process of development percolate through evolution, genetics, and ecology. In effect, evolution is seen as the outcome of development, while genetics is seen as those processes through which similar developmental trajectories are transmitted between generations (…)" (Gilbert y Epel 2009, p. 403).

Por otra parte, mencionaremos brevemente que a partir de la introducción de elementos complejizantes en evo-devo también se generan cambios epistémicos en otro concepto fundamental de la teoría evolutiva: el de unidades de selección (esto es, las unidades blanco de la selección natural). Este concepto ha sido además sumamente discutido en la biología evolutiva, vinculándose además en muchas de esas discusiones con temas ontológicos tales como la individualidad. Específicamente, los cambios en la concepción de la relación entre los organismos y su ambiente desarrollados en la eco-evo-devo llevarían a proponer que otras entidades, además de los organismos y los genes, podrían actuar como unidades de selección. En estas propuestas también han surgido nuevas conceptualizaciones acerca de las relaciones entre los organismos y de la propia noción de individuo. Profundizaremos en estos cambios en el próximo capítulo.

Por último, adelantaremos aquí algunas observaciones con respecto a la integración de diferentes subdisciplinas en la evo-devo y su relación con el objetivo de complejizar el estudio de la evolución. Como hemos adelantado, según diversos autores, los abordajes complejos requieren la convergencia de aproximaciones disciplinares múltiples. Sin embargo, según Rolando García (2006):

> "La yuxtaposición de especialistas (multi- o pluri- disciplinariedad) no produce de por sí el carácter de la interdisciplinariedad, en la medida en que ésta es más bien una consecuencia metodológica de concebir ciertas problemáticas desde una perspectiva en particular: la de los sistemas complejos" (García 2006, p 93).

Más allá de que la perspectiva de sistemas complejos propuesta por este autor no ha sido la que hemos tratado aquí, resulta pertinente la pregunta acerca del vínculo entre la convergencia de diferentes subdisciplinas en evo-devo y los objetivos que se busca cumplir mediante tal integración. En este sentido, cabe recordar que uno de los fines que se busca alcanzar en este campo (y para el cual la interdisciplina se plantea como necesaria) es abordar problemas a los cuales la TSE no logró dar una respuesta satisfactoria. Uno de ellos es el tema de las innovaciones evolutivas, el cual ha tenido un rol fundamental en la consolidación de la evo-devo (y que continuaremos tratando a lo largo de la Tesis). Sin embargo, queda abierta la pregunta respecto del modo en que se vinculan concretamente

diferentes subdisciplinas en la evo-devo, y si efectivamente se logra el carácter interdisciplinar destacado por García. Este punto ha sido también resaltado por importantes autores de la evo-devo, por ejemplo:

> "Si evo-devo *no* es una síntesis multidisciplinar entonces se encontrará en una posición conceptualmente pobre para cumplir con la promesa de proveer explicaciones genuinamente satisfactorias del origen de nuevas características en la historia de la vida. Si el objetivo es explicar las innovaciones y novedades, los 'caminos genéticos o redes' no pueden ser el concepto organizador central de evo-devo (cfr. Wilkins 2002). La tendencia positiva a utilizar genes candidatos para explorar la función y expresión génicas en un rango cada vez mayor de *taxa* (Palopoli y Patel 1996), es decir, a incrementar la densidad de *taxa* muestreados, será útil e informativa en niveles de organización inferiores pero, en principio, no podrá dar cuenta de la cuestión de cómo las innovaciones y las novedades surgen en niveles de organización superiores." (Love 2005, p. 375)[69].

Así, Love señala que para abordar el tema de las innovaciones desde una perspectiva verdaderamente jerárquica, integradora y complejizante, no alcanzaría con la mera convergencia de diferentes subdisciplinas. Aunque considerando el programa de investigación más representado actualmente en la evo-devo pareciera no lograrse una integración de enfoques que incorpore todos esos elementos, hemos mostrado en este capítulo la diversidad de programas de investigación y propuestas teóricas referentes a múltiples temas dentro de la evo-devo. La creciente diversidad de temáticas y propuestas alternativas que fueron desarrollándose en los últimos años continúa generando la expectativa de una implementación de enfoques cada vez más integradores y complejizantes. A lo largo de la Tesis, continuaremos investigando de qué manera se

[69] "If Evo-devo is *not* a multidisciplinary synthesis then it is in a conceptual impoverished position to fulfill the promise of providing genuinely satisfactory explanations for the origin of novel features in the history of life. GENETIC PATHWAY or NETWORK cannot be the central organizing concept for Evo-devo (cf. Wilkins 2002) if it aims to explain innovation and novelty. The positive trend of using candidate genes to explore gene expression and function in a greater range of taxa (Palopoli and Patel 1996), i.e. increased density of taxon sampling, will be helpful and informative at lower levels of organization but, in principle, cannot fully address the question of how innovations and novelties arose at higher levels of organization" (Love 2005, p. 375).

vinculan diferentes subdisciplinas y campos de estudio en los diversos programas de investigación de la evo-devo y cómo éstos abordan el estudio de los procesos evolutivos y ontogenéticos.

Capítulo III. La relación entre los organismos y su ambiente. La integración a través de mecanismos y de nuevas entidades en el programa de la eco-evo-devo

III.1. La relación entre los organismos y su ambiente como elemento fundamental en la biología evolutiva

La relación entre los organismos y su ambiente ha constituido sin dudas un elemento central en la biología evolutiva. Con anterioridad a la aparición de las primeras teorías evolutivas, los organismos eran estudiados generalmente aislados de su entorno. Es principalmente a partir del siglo XIX cuando el ambiente adquiere mayor presencia en el estudio de la forma y funcionalidad de los organismos (Rieppel 1990, Gould 2002). Particularmente, las teorías evolutivas otorgaron al ambiente un rol definido y fundamental en el estudio de esos temas (Lewontin 2000 [1998]). La teoría darwiniana asignó al ambiente un rol fundamental en la evolución, específicamente, a partir de la propuesta del mecanismo de selección natural (Darwin 2005 [1859]). La concepción darwiniana respecto del ambiente fue posteriormente incorporada a la TSE, y sufriría algunas modificaciones en el contexto de extensión de la TSE, tal como desarrollaremos.

En este capítulo nos proponemos, en primera instancia, explorar cómo ha sido conceptualizada la relación entre los organismos y su ambiente en los campos de la biología evolutiva, la biología del desarrollo y en los principales programas de investigación de la evo-devo. Ese análisis nos brindará elementos para indagar de qué manera se recuperan e integran en evo-devo nociones respecto de ese tema propias de diferentes subdisciplinas, y qué cambios epistémicos surgen a partir de tal integración. Con este fin, en primer lugar, presentaremos y analizaremos cómo se ha conceptualizado la relación entre los organismos y su ambiente en el marco de la TSE (sección III. 2), en las propuestas macroevolutivas de la década de 1970 (sección III.3), en la biología del desarrollo (sección III.4) y en los principales programas de investigación de la evo-devo (sección III.5). Por último (sección III.6), finalizaremos con la recapitulación de los resultados encontrados en cada uno de estos abordajes, centrándonos en las novedades

epistémicas referentes a la relación entre los organismos y su ambiente, y en la integración de elementos propios de diferentes campos de estudio en la evo-devo.

III. 2. La TSE: el ambiente como 'filtro' y la oposición organismo-ambiente

Aunque en el marco de la TSE fueron propuestos varios mecanismos evolutivos, la selección natural ha tenido sin dudas un papel central (Dobzhansky *et al.* 1977, Stebbins y Ayala 1981, Mayr 1982)[70]. Es por ello que analizaremos principalmente la conceptualización del ambiente que se encuentra presente en ese mecanismo. Para comenzar nuestro recorrido, recordemos que en los años posteriores a la muerte de Darwin la teoría de la selección natural coexistió con otras teorías y propuestas que buscaban dar cuenta de los cambios evolutivos y de la diversidad biológica. Tampoco existió por aquella época un consenso general acerca de la naturaleza de la herencia (recordemos que el propio Darwin admitió en *El origen de las especies* la posibilidad de la herencia de caracteres adquiridos). Finalmente, hacia la década de 1930, fue generándose cierto acuerdo tanto acerca de la naturaleza de la evolución como de la herencia, lo cual fue plasmado en la TSE (Bowler 2005). En este marco teórico pueden identificarse dos principios fundamentales que refieren a la relación entre los organismos y su ambiente: la aceptación de la selección natural como principal mecanismo de cambio evolutivo, y el rechazo de la herencia de caracteres adquiridos, reconociendo a la 'herencia dura' como única forma de herencia posible (Dobzhansky *et al.* 1977, Mayr 1978, 1982 y 2001). A los fines de profundizar en estos principios conviene distinguir dos tipos de procesos que han sido considerados como fundamentales para que la evolución biológica tenga lugar desde esta perspectiva (específicamente, la evolución mediante selección natural). El primero de ellos es el surgimiento de variabilidad heredable en las poblaciones (Mayr 1978 y 1982, Ridley 2004). El segundo es el proceso de selección natural propiamente dicho, en el cual el ambiente, o más específicamente ciertos factores ambientales, generan la supervivencia y/o reproducción diferencial de los organismos en función de las diferencias de aptitud

[70] Además de la selección natural, se han considerado como mecanismos evolutivos la mutación, la migración y la deriva génica.

conferidas por las distintas variantes que ellos presentan. Comenzaremos por explorar el rol del ambiente en el primero de estos procesos.

En primer lugar, en relación con el origen de variabilidad heredable en las poblaciones, la TSE también involucró la selección de una teoría acerca de la herencia y la exclusión de otras propuestas al respecto (Bowler 2005). En este sentido, uno de los principales consensos que se establecieron en este marco fue el rechazo de la herencia de caracteres adquiridos y de toda forma de herencia que no fuera la denominada 'herencia dura', esto es, la herencia transmitida mediante genes, considerando además al material genético como 'constante' (Mayr 1978). Mayr resume este supuesto en forma taxativa al referirse a los principios de la herencia que es necesario considerar para comprender la evolución. El primero de esos principios establece que:

> "El material genético es constante ('duro'); éste no puede ser modificado por el ambiente o por el uso y desuso del fenotipo. La herencia de material genético constante es denominada herencia dura. Los genes no pueden ser modificados por el ambiente. Las propiedades adquiridas por las proteínas del fenotipo no pueden transmitirse al ácido nucleico de las células germinales. No hay herencia de caracteres adquiridos" (Mayr 2001, p. 100)[71].

Así, si bien el ambiente puede modificar el fenotipo de los organismos, eso no sucedería con el material genético, el cual constituye, a su vez, el material que se hereda entre generaciones. Como explica más precisamente Mayr:

> "La evolución es un proceso que consta de dos etapas. La primera etapa es la producción (a través de la recombinación, mutación y acontecimientos aleatorios) de variabilidad genética (…) La mayor parte de la variación producida en la primera fase es aleatoria en el sentido de que no está causada por, ni relacionada con, las necesidades habituales del organismo o la naturaleza de su ambiente (…) la

[71] "The genetic material is constant ('hard'); it cannot be changed by the environment or by use and disuse of the phenotype. The inheritance of constant genetic material is called hard inheritance. Genes cannot be modified by the environment. Properties acquired by the proteins of the phenotype cannot be transmitted to the nucleic acids of the germ cells. There is no inheritance of acquired characters." (Mayr 2001, p. 100)

> selección propiamente dicha constituye un principio extrínseco de regulación" (Mayr 1978 p. 13).

Así, el material genético heredable sólo se modificaría muy raramente y, generalmente, debido a errores en la replicación del ADN los cuales ocurrirían de manera 'aleatoria', esto es, independientemente de factores ambientales. Así el ambiente queda prácticamente excluido de los procesos que originan variabilidad evolutivamente relevante.

Veamos, por otra parte, qué ocurre con el rol del ambiente en el segundo proceso mencionado, esto es, la selección natural propiamente dicha. La selección natural es considerada generalmente como un proceso eliminatorio dado que su efecto principal es que algunas variantes persistan y otras desaparezcan de las poblaciones (o que al menos su frecuencia poblacional disminuya). Como expresa Mayr, recuperando la idea original darwiniana:

> "En la mayoría de las especies animales y vegetales, una sola pareja de progenitores llega a procrear millares, si no millones, de descendientes. La lectura de Thomas Malthus reveló a Darwin que solamente muy pocos de ellos podían sobrevivir. ¿Qué descendientes tienen una probabilidad mayor de sobrevivir? Serían aquellos individuos que presentaran la combinación de caracteres más idónea para hacer frente al ambiente, entendiendo por tal el clima, los competidores y los enemigos; ellos tendrían una mayor probabilidad de sobrevivir, reproducirse, y dejar descendientes, y sus caracteres pasarían, por tanto, al siguiente ciclo de selección" (Mayr 1978, p. 8-9).

A su vez, la teoría de la selección natural fue uno de los principales elementos que la TSE rescató de la propuesta darwiniana, y constituyó de hecho una de sus piedras angulares (Mayr 2001). El papel del ambiente desde esta perspectiva puede resumirse entonces diciendo que éste representa una fuente de recursos fundamentales para la supervivencia y la reproducción de los organismos. Pero, dado que tales recursos son limitados, el ambiente aparece como un factor causal de la supervivencia y/o reproducción diferencial de los organismos (asumiendo además que las poblaciones son variables). El ambiente desempeña entonces el rol de 'filtro' o 'tamiz' sobre la variabilidad biológica, al causar que

algunos organismos tengan menor éxito reproductivo que otros y que, eventualmente, las variantes menos favorecedoras sean eliminadas de la población. Así la TSE recuperó la imagen del ambiente contenida en la teoría darwiniana, esto es, como exterior y, de cierta manera, antagónico a los organismos, al contribuir a la 'eliminación' de variantes en las poblaciones[72].

En conclusión, el papel principal del ambiente en la TSE parece restringirse a su rol de 'filtro' en los procesos de selección natural[73]. Veamos a continuación cómo se consideró al ambiente en las propuestas macroevolutivas de la década de 1970.

III.3. Las propuestas macroevolutivas: la selección jerárquica y la analogía con la selección natural

Como adelantamos en el Capítulo I de la Tesis, las propuestas macroevolutivas de la década de 1970 avanzaron en el análisis de la naturaleza propia de los cambios macroevolutivos y el desarrollo de nuevos modelos teóricos para abordar su estudio. En este sentido, se buscaron nuevos mecanismos para explicar los procesos macroevolutivos. Presentaremos a continuación estos mecanismos y analizaremos el rol otorgado al ambiente en los mismos.

Desde esta perspectiva, se propuso un mecanismo general denominado 'selección jerárquica', el cual pretendía dar cuenta de los fenómenos evolutivos en los diferentes niveles de la jerarquía evolutiva. Este mecanismo fue presentado a partir de una analogía con la selección natural. Como expresaba Gould, autor fundamental de estas propuestas:

---

[72] Cabe mencionar que algunos autores han destacado también el rol 'creativo' de la selección natural en los procesos evolutivos. Las discusiones acerca de este papel de la selección natural son resumidas en el trabajo de Martínez y Moya (2009). En términos generales, tal rol creador se relaciona con la integración de mutaciones a lo largo de las generaciones, originando combinaciones adaptativas y otorgando direccionalidad a los procesos evolutivos. Consideramos que la aceptación de este aspecto creador de la selección natural (vinculado principalmente con sus efectos acumulativos) no se contrapone a su aspecto 'eliminativista', el cual ha sido más destacado en los modelos propuestos en el marco de la TSE.

[73] Como mencionamos, en el marco de la TSE son reconocidos también otros mecanismos de cambio evolutivo, tales como la migración, la mutación y la deriva génica. En éste último mecanismo, también podría atribuirse un rol sumamente importante al ambiente, específicamente en algunos casos de fenómenos denominados 'cuellos de botella', en los cuales algún evento ambiental fortuito genera una disminución drástica del tamaño poblacional. En cambio, en el caso de la mutación como mecanismo de cambio evolutivo, el ambiente no parece tener un rol fundamental, así como tampoco en los modelos de genética de poblaciones utilizados para el análisis de los efectos de la migración.

> "(…) nos aferramos a la definición darwiniana lisa y llana, pero reconocemos que la selección puede actuar en individuos evolutivos en muchos niveles jerárquicos. La selección ha sido tradicionalmente definida como el éxito reproductivo diferencial de los individuos evolutivos en base a la aptitud de sus caracteres en interacción con el ambiente. Por lo tanto, reconocemos selección en niveles superiores por proliferación diferencial de individuos de niveles superiores (demes, especies, clados) sobre otros, así como definimos la selección natural convencional por el éxito reproductivo diferencial de algunos organismos en base a caracteres fenotípicos que confieren aptitud" (Gould 2002, p. 653)[74].

De este modo, para explicar los procesos macroevolutivos se propuso un mecanismo análogo a la selección natural, el cual podría actuar, en principio, sobre entidades en diferentes niveles de organización (Gould 1982, Vrba y Gould 1986, Lieberman y Vrba 1995, Folguera y Rendón 2010, Folguera y Lombardi 2011). Tales entidades comprenderían, además de aquellas generalmente consideradas en la microevolución (genes y organismos), otras correspondientes a los niveles superiores, principalmente las especies (Vrba y Gould 1986, Lieberman y Vrba 1995). Nos centraremos en el análisis de la selección de especies dado que ha sido la más estudiada y discutida desde estas perspectivas. Los argumentos a favor de la posibilidad de que las especies se encuentren sujetas a selección han sido diversos y se han basado en numerosos elementos teóricos y conceptuales. En particular, tal defensa se ha fundamentado fuertemente en la posibilidad de considerar a las especies como "individuos" darwinianos. En este sentido, fueron propuestas como características propias de tales individuos aquellas que presentan los organismos y que posibilitarían que los mismos se encuentren sujetos a la selección (Hull 1980, Gould 1982, Vrba y Eldredge 1984, Gould y Lloyd 1999, Gould 2002). No

[74] "(…) we hold firm to the classical bare-bones Darwinian definition, but recognize that selection can work on evolutionary individuals at many hierarchical levels. Selection has traditionally been defined as the differential reproductive success of evolutionary individuals based on the fitness of their traits in interaction with the environment. Thus, we recognize higher-level selection by the differential proliferation of some higher level individuals (demes, species, clades) over others—just as we define conventional natural selection by the differential reproductive success of some organisms based on phenotypic traits that confer fitness." (Gould 2002, p. 653)

desarrollaremos aquí esta discusión dado que, si bien presenta alguna relación con el tema que estamos abordando, no es central para nuestro análisis[75]. Tampoco profundizaremos en los extensos cuestionamientos de los casos particulares de selección de especies que han sido propuestos. A nuestros fines, basta destacar que si la selección jerárquica constituye un mecanismo análogo a la selección natural, el ambiente continuaría teniendo el mismo rol (esto es, de 'filtro' o 'tamiz') presente en la microevolución. Tal conclusión queda claramente explicitada en la cita referida anteriormente (Gould 2002): la interacción de las diferentes entidades (sean organismos o entidades de niveles superiores) con el ambiente es un elemento central del mecanismo que explica la reproducción diferencial de tales entidades.

En esta instancia nos preguntamos: ¿puede encontrarse algún otro mecanismo en las propuestas de extensión macroevolutiva en el cual el ambiente no presente un rol selectivo análogo al de la selección natural como el que encontramos en la selección jerárquica? Al intentar responder a esta pregunta encontramos, en primer lugar, que la perspectiva jerárquica de la evolución introduce diversas complejidades relacionadas con la interacción entre niveles, las cuales es necesario considerar a los fines de comprender los mecanismos macroevolutivos propuestos. En este sentido, una de las principales discusiones surgidas en este contexto refirió a la necesidad de distinguir entre procesos de selección de especies y patrones de proliferación diferencial de especies causados por selección actuando sobre los organismos (y no en el nivel de especie propiamente). En función de esta necesidad, es que se acuñó la denominación de *sorting* para referir de manera general a patrones de reproducción diferencial, los cuales podrían surgir debido a diversos procesos:

> *"Sorting* es el patrón de supervivencia y/o reproducción diferencial de entidades. Este ocurre en niveles entre los que se incluyen genes, células, organismos, grupos y especies. Por el contrario, la selección es la interacción entre los caracteres heredables, variables y emergentes de los individuos y el ambiente que causa diferencias en la tasa de nacimiento y/o de muerte de aquellos individuos. La

[75] Hemos analizado la analogía propuesta entre las especies y los organismos en base al concepto de individualidad, así como entre la selección natural y la selección jerárquica, en otro trabajo (Folguera y Rendón 2010).

selección es uno entre muchos procesos que puede producir un patrón de *sorting*" (Lieberman y Vrba 1995, p. 394-395)[76].

En principio, planteada la diferencia entre *sorting* y selección, podría abrirse la posibilidad de que los patrones de *sorting* puedan ser generados por otros mecanismos, diferentes a la selección. Sin embargo, los casos de *sorting* que no se deben a la interacción de las entidades del nivel focal con el ambiente, se deberían a procesos selectivos sobre entidades en otros niveles:

> "La causa del *sorting* siempre surge de la interacción de los caracteres con el ambiente, pero nos preguntamos si los caracteres que causan *sorting* en un nivel focal son emergentes de ese nivel, del nivel superior más cercano, o de niveles inferiores. Reformulando la pregunta: ¿el *sorting* en el nivel focal es resultado de la selección a ese nivel, o se debe a causalidad descendente o ascendente?" (Vrba y Gould 1986, p. 221)[77].

Así, en cualquier caso, los patrones de *sorting* surgirían debido a la interacción de algún carácter (ya sea del nivel focal, un nivel superior o uno inferior) con el ambiente en los procesos de selección. Por lo tanto, la interacción con el ambiente continúa siendo el principal factor causal de cambio evolutivo (lo cual puede apreciarse en varios trabajos, tales como los de Lieberman y Vrba (1995), y Gould (2002)). Por lo tanto, concluimos que en los mecanismos mayormente considerados desde las propuestas macroevolutivas, el ambiente es considerado básicamente como un 'filtro' selectivo, continuando así con la propia caracterización dada al mismo en la TSE.

---

[76] "Sorting is the pattern of differential survival and/or reproduction of entities. It occurs at levels including genes, cells, organisms, groups, and species (Vrba and Gould 1986). In contrast, selection is the interaction between heritable, varying, emergent characters of individuals and the environment that causes differences in birth and/or death rates of those individuals (Vrba 1989). Selection is one of many processes that can produce a pattern of sorting" (Lieberman y Vrba 1995, pp. 394-395).

[77] "The cause of sorting always flows from interaction of characters with the environment, but we ask whether characters that cause sorting at a focal level are emergent at that level, at the next higher level, or at the level below. To rephrase the question: does sorting at a focal level result from selection at that level, or from downward or upward causation?" (Vrba y Gould 1986, p. 221).

Por otra parte, cabe mencionar un elemento presente en estas propuestas macroevolutivas que matizaría el rol fundamental dado al ambiente en los procesos selectivos. Desde estos abordajes, se ha reivindicado fuertemente el carácter histórico de la macroevolución. Esta característica implica la participación del azar y la ocurrencia de acontecimientos únicos en la historia de la vida (Gould 1989, 2002). Más específicamente, en estas propuestas se recupera la noción de la historia como una secuencia de fenómenos irrepetibles debido a la "improbabilidad estadística de que un número incalculable de configuraciones independientes que anteceden y componen cualquier evento histórico ocurran dos veces" (Gould 1970, p. 208)[78]. El papel fundamental del azar en la historia evolutiva es ejemplificado por Gould refiriéndose a la denominada 'diezmación' (extinción de la mayor parte de las formas de vida y de los diversos planes corporales, la cual habría ocurrido en forma azarosa, es decir, independientemente de las adaptaciones presentadas por tales organismos) de *Burguess Shale* hace 530 millones de años, y al primer cordado del cual se ha encontrado registro fósil (*Pikaia*):

> "Rebobinemos la cinta de la vida a los tiempos de *Burguess* y dejémosla correr nuevamente. Si *Pikaia* no sobrevive en la reproducción, todos nosotros somos barridos de la historia futura, desde el tiburón al petirrojo y al orangután (…). Por lo tanto, si se quiere formular la pregunta de todos los tiempos (¿por qué existen los seres humanos?), una parte principal de la respuesta referida a aquellos aspectos de la cuestión que la ciencia puede tratar, debe ser: 'porque *Pikaia* sobrevivió a la diezmación de *Burgess Shale*'. Esta respuesta no menciona ni una sola ley de la naturaleza; no contiene afirmación alguna sobre rutas evolutivas previsibles, ningún cálculo de probabilidades basado en reglas generales de anatomía o de ecología. La supervivencia de *Pikaia* fue una contingencia de la 'simple historia'. No creo que se pueda dar una respuesta 'superior', y no puedo imaginar que ninguna resolución pueda ser más fascinante." (Gould 1989, p. 323)[79].

---

[78] La naturaleza histórica y contingente de los procesos macroevolutivos ha sido extensamente discutida por Gould (1970, 1987, 2002), entre otros autores. Retomaremos este tema en el Capítulo V de la presente Tesis.

[79] "Wind the tape of life back to Burgess times, and let it play again. If *Pikaia* does not survive in the replay, we are wiped out of future history all of us, from shark to robin to orangutan. (…) And *so,* if you wish to ask the question of the ages-why do humans exist?-a major part of the answer, touching those aspects of the issue that science can treat at all, must be: because *Pikaia* survived the Burgess decimation. This response does not

Así la consideración de las contingencias históricas desde la perspectiva macroevolutiva matiza, en cierto sentido, el rol fundamental del ambiente como 'filtro' presente en los procesos de selección jerárquica[80].

Por otra parte, cabe destacar en este contexto otro tipo de propuestas para el estudio de los fenómenos macroevolutivos, las cuales también cobraron relevancia en esta época. Tales abordajes, provenientes también de la paleontología, se centraron en el estudio de factores internos propios de los organismos, destacando que éstos también contribuirían a explicar la forma propia de los planes corporales. Siguiendo a Gould, podemos denominar a este enfoque de los fenómenos macroevolutivos como 'internalista' o 'estructuralista'[81] (Gould y Lewontin 1979, Wake y Larson 1987, Gould 2002). Algunas de estas propuestas destacaron los vínculos de los fenómenos macroevolutivos con procesos ontogenéticos. La reivindicación de la importancia evolutiva de las heterocronías efectuada por Gould en *Ontogeny and phylogeny* (1977), o los trabajos de Pere Alberch acerca de esa misma temática son ejemplos destacados de este tipo de enfoque (Alberch *et al.* 1979, Alberch y Blanco 1996). Además, estos trabajos constituyen importantes antecedentes de lo que más tarde se constituiría como el campo de la evo-devo. Otras propuestas que cabe mencionar en esta línea son la "morfología construccional" de Adolf Seilacher (1979, 1984) y los trabajos de David Wake acera del rol de las restricciones (*constraints)* en el surgimiento de tendencias evolutivas (Wake y Larson 1987). Las heterocronías y las restricciones son dos de los principales temas estudiados desde estas propuestas, los cuales describiremos aquí brevemente a los fines de poder rastrear el rol del ambiente en estos abordajes.

---

cite a single law of nature; it embodies no statement about predictable evolutionary pathways, no calculation of probabilities based on general rules of anatomy or ecology. The survival of *Pikaia* was a contingency of 'just history'. I do not think that any 'higher' answer can be given, and I cannot imagine that any resolution could be more fascinating." (Gould 1989, p. 323).

[80] Otro elemento propio de estas propuestas que en cierto sentido matiza el rol fundamental del ambiente como 'filtro' es la importancia que podría tener la 'deriva de especies' (Gould 2002, Capítulo 8). Si bien este tema no ha sido mayormente indagado (en particular, la búsqueda de casos empíricos), Gould presenta elementos teóricos en función de los cuales la deriva de especies sería una fuerza de cambio más importante en ese nivel que en el nivel organísmico (debido, por ejemplo, al pequeño número de especies que generalmente componen cada clado).

[81] Gould (2002) utiliza indistintamente los términos 'internalismo', 'estructuralismo' y 'formalismo' para referir a las diversas propuestas que presentan esta perspectiva para el estudio de la evolución.

Como adelantamos, Gould ha sido uno de los principales autores que recupera en la década de 1970 el estudio de las heterocronías, esto es, de los cambios relativos en el momento de aparición y velocidad de desarrollo de caracteres entre ancestros y descendientes. Más específicamente, la aceleración y el retardo serían los dos tipos de procesos que generarían cambios heterocrónicos. Los resultados de tales procesos son la recapitulación y la *paedomomorfosis*. En la recapitulación, un rasgo que aparece en cierto momento del desarrollo ontogenético en el ancestro, surge antes en la ontogenia del descendiente[82] (lo cual generaría la exageración de los rasgos adultos y la 'recapitulación del desarrollo de ese rasgo ancestral en la ontogenia del descendiente). A su vez, en la *paedomorfosis,* un rasgo aparece más tarde en el desarrollo del descendiente respecto del momento en que aparecía en el ancestro (es decir que el descendiente retiene en etapas más tardías del desarrollo características propias de etapas más tempranas del ancestro). Por ejemplo, una de las formas en que puede originarse *paedomorfosis* es la neotenia (el retardo del desarrollo somático de algunos órganos o partes de los organismos respecto del momento de su desarrollo en los ancestros), proceso que se ha propuesto como un importante fenómeno en la evolución humana (Gould 1977). Para determinar si estos fenómenos han tenido lugar en la historia evolutiva de diferentes grupos de organismos, Gould propone un modelo basado en mediciones morfológicas (principalmente de forma y tamaño de ancestros y descendientes). Además, propone que las heterocronías serían cambios regulatorios en el desarrollo, acerca de los cuales no se tuvo mayor información durante la década de 1970. Así, en principio, el ambiente no pareciera tener un rol principal en esta propuesta. En relación con las condiciones ambientales, Gould sí destaca que ciertos cambios heterocrónicos podrían ser adaptativos en determinadas condiciones ambientales (más específicamente, vinculando algunos procesos heterocrónicos con las diferentes 'estrategias de historia de vida' que presentarían los organismos sujetos a distintos tipos de regímenes selectivos). Si bien las hipótesis de Gould al respecto han sido criticadas, posteriormente algunos autores han vinculado casos particulares de heterocronías con determinadas condiciones ambientales en las cuales tales cambios otorgarían alguna ventaja

[82] Desde ya, determinar los cambios en el momento del surgimiento de un rasgo en la ontogenia de ancestros y descendientes no resulta trivial, y el estudio de las heterocronías desde estas perspectivas ha sido sumamente discutido. En esta propuesta, tal cambio debería determinarse respecto de un estadio común del desarrollo seleccionado previamente según el caso, por ejemplo, el momento de la madurez sexual.

en términos adaptativos (Klingenberg 1998). El ambiente aparecería de esta manera en el proceso selectivo más que en los procesos heterocrónicos propiamente. Así, el foco en el estudio de las heterocronías se ha encontrado básicamente en los procesos de desarrollo y los cambios morfológicos involucrados en cambios evolutivos, sin profundizar mayormente en el rol que el ambiente pudiera tener en estos procesos.

Por otra parte, las definiciones y caracterizaciones de las restricciones continúan siendo diversas y discutidas (Beldade y Brakefield 2003, Martínez 2009). Como primera aproximación general podría afirmarse que las restricciones son factores de diversa naturaleza que contribuyen a delimitar y dar dirección a los cambios evolutivos (fundamentalmente, en la forma orgánica). Si bien varios autores, principalmente desde la paleontología y la morfología, han estudiado previamente las restricciones, hacia la década de 1970 éstas cobran gran relevancia, particularmente como parte de las críticas a la TSE y las propuestas de ampliación de la misma. En ese contexto, Gould y Lewontin (1979) otorgaron un papel central a las restricciones en su crítica al 'adaptacionismo' propio de la TSE, apuntando a destacar otras 'fuerzas' o elementos que, además de la selección natural, ameritaban ser considerados en la explicación de la evolución y la forma orgánica. Siguiendo a estos autores, pueden diferenciarse tres tipos de restricciones: históricas o filéticas, estructurales y del desarrollo[83]. En primer lugar, las restricciones filéticas surgen de la historia evolutiva previa de los organismos y canalizan, en mayor o menor medida, los cambios posibles posteriormente (Gould y Lewontin 1979)[84]. A su vez, las restricciones estructurales o 'arquitectónicas' serían restricciones 'físicas' que surgen como consecuencia necesaria de los materiales y diseños propios de los planes corporales de los organismos (Gould y Lewontin 1979). Por último, las discusiones en torno a las restricciones del desarrollo cobraron gran relevancia a partir de esa época[85]. Siguiendo una

[83] En cierto sentido, las restricciones del desarrollo pueden considerarse un caso particular de las filéticas, ya que también son producto de la historia evolutiva de cada especie (Gould y Lewontin 1979). Por otra parte, cabe mencionar otras clasificaciones más actuales de las restricciones, desarrolladas ya en el marco de discusión de la evo-devo y de las restricciones del desarrollo, las cuales pueden encontrarse reseñadas en el trabajo de Martínez (2009).

[84] La importancia de las restricciones filéticas ha sido reconocida con anterioridad a estas propuestas de la década de 1970, encontrándose bajo la denominación de 'inercia filética' (Gould y Lewontin 1979).

[85] Cabe hacer aquí una importante aclaración respecto de la denominación 'restricción del desarrollo' (traducción de la expresión en inglés *developmental constraint*), la cual podría interpretarse erróneamente como referente a restricciones 'sobre' el desarrollo. Como explica Caponi (2012), esta expresión refiere más

de las definiciones mayormente aceptada (la cual ha sido plasmada en un trabajo que ha surgido de la discusión y consenso de diversos autores), puede definirse una restricción del desarrollo como "un sesgo en la producción de variantes fenotípicas o una limitación de la variabilidad fenotípica causado por la estructura, carácter, composición o dinámica del sistema del desarrollo" (Maynard Smith *et al.* 1985, p. 266)[86]. En este trabajo se reconocen diversos tipos de restricciones del desarrollo, las cuales pueden clasificarse principalmente en dos clases: universales y locales. Mientras que las restricciones universales serían consecuencia directa de las leyes de la física (tales como las propiedades de ciertos materiales que componen a los organismos), las locales surgirían de características particulares y contingentes de los organismos de diferentes *taxa* (principalmente, de mecanismos de desarrollo específicos de cada grupo, en función de los cuales ciertos fenotipos serían más accesibles que otros) (Maynard Smith *et al.* 1985). La importancia de las restricciones del desarrollo ha sido crecientemente reconocida, considerándoselas además no sólo como limitaciones, sino también como factores que contribuirían al direccionamiento o canalización de los procesos evolutivos (Gould 1980, Arthur 2001 y 2002, Gould 2002, Caponi 2012). Si bien mucho puede decirse respecto de las restricciones del desarrollo, no profundizaremos en esta sección en el análisis de las mismas dado que éstas se han constituido en uno de los temas fundamentales de la evo-devo y las trataremos más extensamente en capítulos subsiguientes. Basta mostrar aquí las características generales de los abordajes internalistas que comienzan a reivindicarse fuertemente en las propuestas macroevolutivas de la década de 1970. En este enfoque, el ambiente aparece únicamente como un 'factor de fondo', implícitamente necesario para la ocurrencia de los fenómenos y procesos estudiados, pero sin jugar un rol directo en los mismos.

En relación con el punto anterior, y finalizando con el análisis del rol del ambiente en estas propuestas internalistas, cabe destacar que en ellas no se niega la importancia de la selección natural en la historia evolutiva, ni del ambiente en general, en el estudio de lo

---

precisamente a restricciones (o constreñimientos) de la evolución, producidas por factores relacionados con el desarrollo. Como indica este autor, una traducción más precisa (pero prácticamente no utilizada) podría ser la de constreñimiento (o restricción) 'desenvolvimiental'.

[86] "(…) a bias on the production of variant phenotypes or a limitation on phenotypic variability caused by the structure, character, composition, or dynamics of the developmental system" (Maynard Smith *et al.* 1985, p. 266).

vivo. Por el contrario, el enfoque internalista se propone complementar la perspectiva neodarwinista clásica, la cual es caracterizada como 'funcionalista'[87], es decir, centrada en la funcionalidad de las adaptaciones que surgen de la interacción de los organismos con el ambiente en los procesos selectivos (Gould y Lewontin 1979, Wake y Larson 1987, Gould 2002, Amundson 2005). Como explicaba Gould:

> "Necesitamos reformular, de manera moderna y operacional, las viejas nociones de integridad orgánica y determinación estructural 'desde adentro' de la genética y el desarrollo, para balancear así nuestra fe funcionalista en la eficacia total del adaptacionismo con los conceptos positivos de restricciones internas y estructurales. Sólo de esta manera podemos forjar una ciencia unificada de la forma para integrar la arquitectura y la historia de los organismos con su lucha diaria por sobrevivir, prosperar y propagarse en un entorno ecológicamente complejo (…)" (Gould 2002, p. 1057)[88].

En conclusión, estas propuestas destacan los procesos y factores 'internos' propios de los organismos, sin negar el rol del ambiente como factor selectivo en la generación de trayectorias evolutivas. Varios elementos de este enfoque serán recuperados, como veremos más adelante, por la evo-devo.

---

[87] Cabe mencionar que si bien Darwin reconoce en el 'Origen de las especies' el rol de factores estructurales, 'internos' al organismo que podrían ser importantes en la explicación del origen de las adaptaciones, opta por privilegiar la interacción de los organismos con el ambiente. De esta forma, desarrolla una teoría de carácter 'funcionalista', dejando un papel marginal a los aspectos 'estructuralistas' en el estudio del diseño orgánico (Gould, 2002, Amundson 2005). Tal enfoque funcionalista se consolida en el marco de la TSE.

[88] "We do need to reformulate, in modern and operational ways, the old notions of organic integrity, and structural determination from the 'inside' of genetics and development, thus balancing our former functionalist faith in the full efficacy of adaptationism with positive concepts of internal and structural constraint. Only in this way can we forge a unified science of form to integrate the architecture and history of organisms with their daily struggles to survive, prosper, and propagate in a complex ecological surround (…)" (Gould 2002, p. 1057).

III.4. La biología del desarrollo: el predominio del enfoque internalista y el rol restringido del ambiente

Para analizar el rol del ambiente en la biología del desarrollo retomaremos la clasificación realizada por Gilbert (2005) de los abordajes que conforman esta subdisciplina, la cual hemos oportunamente presentado en el Capítulo I. En dicha clasificación se distinguen la perspectiva anatómica (que incluye a su vez a la embriología comparada, la embriología evolutiva y la teratología), la experimental (la cual abarca a la biología del desarrollo ambiental, el estudio de la diferenciación celular, y el estudio de la auto-ordenación de las células en tejidos y órganos), y la genética. Aunque en muchos casos no resulte posible clasificar los trabajos actuales de la biología del desarrollo en una de estas tres aproximaciones (debido a la presencia de elementos propios de más de uno de esos enfoques), utilizaremos esta clasificación para ordenar de manera general nuestro análisis explorando el rol del ambiente en cada una de estas áreas de estudio.

En primer lugar, considerando los campos de investigación que conforman la aproximación anatómica, es en el área de la teratología en donde el ambiente juega un rol fundamental. En términos generales, se considera que las anomalías del desarrollo podrían ser causadas por acontecimientos genéticos (en cuyo caso son denominadas malformaciones) o bien por factores ambientales (llamadas disrupciones). La teratología es el estudio de cómo agentes ambientales exógenos (tales como agentes químicos, virus, radiación o condiciones de hipertermia) alteran el desarrollo normal de los organismos. Resulta claro entonces el rol de los factores ambientales en este campo de estudio: éstos generan perturbaciones o desvíos respecto de la trayectoria normal del desarrollo. A su vez, con respecto a los otros abordajes que presentan un enfoque anatómico, la embriología comparada se ha centrado en las comparaciones del desarrollo de organismos de diferentes especies, y la embriología evolutiva en el análisis de temas tales como las homologías embrionarias, sin incluir prácticamente al ambiente en su estudio (Gilbert 2005).

En segundo lugar, con respecto a la aproximación experimental, es claramente en el enfoque de la embriología ambiental en donde el ambiente presenta un rol principal (mientras que el estudio de la diferenciación y la auto-organización celulares no se ha centrado en el rol de factores ambientales, sino en la dinámica interna del desarrollo). En la

embriología ambiental el ambiente es abordado como un factor necesario para el desarrollo 'normal' de ciertos procesos, es decir, como parte integral de los mismos. Mencionaremos dos de los principales tipos de procesos estudiados desde este enfoque en los cuales el ambiente tiene un rol central. El primero de ellos es la determinación del sexo en función de factores ambientales (tales como la temperatura, el fotoperiodo, o bien señales químicas específicas emitidas por los organismos de cada sexo) que ocurre en algunos grupos de invertebrados, peces y reptiles (Wolpert *et al.* 1998, Gilbert 2005). Otro tema abordado desde este enfoque es el estudio de las adaptaciones de larvas y embriones a su ambiente, en particular, el estudio de diversos tipos de polifenismos (por ejemplo, estacional, nutricional, inducido por predadores). En estos casos, un factor ambiental particular induce un fenotipo adaptativo determinado (Gilbert 2005). Por ejemplo, las orugas de polillas *Nemoria arizonaria* que eclosionan en primavera presentan una cutícula que se camufla con las flores de los robles en los cuales vive, mientras que aquellas que eclosionan en verano desarrollan un tipo de cutícula que les permite camuflarse con las ramas de roble (Gilbert 2005). Los diferentes fenotipos estacionales de estas polillas dependen de su dieta (flores u hojas de roble). Los factores ambientales aparecen así como 'señales', que son internalizadas de diversas maneras por los organismos, lo cual desencadena procesos de desarrollo determinados, con efectos y resultados específicos. Así, el ambiente aparece en el estudio de estos temas con un rol regulador del desarrollo o 'instructivo', dado que especifica el desarrollo de un fenotipo particular[89].

Sin embargo, es necesario destacar que los temas de la embriología ambiental no han sido los más estudiados desde la biología del desarrollo (al menos hasta hace pocos años). Si bien en un principio este enfoque constituyó una parte fundamental de la *entwicklungsmechanik* ('fisiología del desarrollo' o 'mecánica del desarrollo', a partir de la cual surgió el enfoque experimental) en sus comienzos a fines del siglo XIX, rápidamente, en las primeras décadas del siglo XX, la experimentación en ambientes naturales fue mayormente reemplazada por la de laboratorio, en donde las condiciones experimentales podían ser mejor controladas (Gilbert 2005). La introducción de técnicas citológicas y fisiológicas contribuyó a modificar el foco de la embriología del *bildung* (desarrollo de

[89] En el estudio de estos temas, la biología del desarrollo se intersecta, tal como veremos más adelante en este capítulo, con la eco-evo-devo.

acuerdo al contexto) al *entwicklung* (la expresión de un potencial preexistente) (Gilbert y Bolker 2003). Diversas cuestiones históricas, sociales y políticas influyeron en que la tradición ambiental fuera perdiendo representación y persistiera solamente en algunos sitios (tales como Rusia, en donde ocupó incluso un lugar muy importante en la agenda de la biología del desarrollo) (Fox Keller 2000, Gilbert y Bolker 2003). Finalmente, con el surgimiento de la genética del desarrollo, el fenotipo fue mayormente considerado como una lectura del genoma, y el estudio del papel instructivo del ambiente quedó restringido a ciertos temas específicos (Gilbert y Bolker 2003). El enfoque ambiental del desarrollo ha comenzado a recobrar fuerza recientemente, tal como desarrollaremos más adelante en el presente capítulo.

En tercer lugar, la aproximación genética ha sido sin dudas el enfoque predominante en la biología del desarrollo durante gran parte del siglo XX (Fox Keller 2000, Love y Raff 2003, Gilbert 2005). Las investigaciones de este campo han asumido en general un enfoque de tipo internalista, centrado en la explicación de la dinámica de los procesos de desarrollo internos al embrión. El rol central adjudicado a los genes en el desarrollo puede encontrarse en gran parte de los libros y trabajos de la biología del desarrollo de los últimos años. Por ejemplo:

> "El desarrollo es el resultado del comportamiento coordinado de las células. Los principales procesos involucrados en el desarrollo son división celular, formación de patrones, morfogénesis o cambios de forma, diferenciación celular, migración celular, muerte celular y crecimiento. Los genes controlan el comportamiento celular, por lo tanto la biología celular provee el vínculo entre la acción de los genes y los procesos de desarrollo" (Wolpert *et al.* 1998, p. 21)[90].

Cabe destacar que más allá del énfasis en el rol de genes y moléculas en el comportamiento celular, otros niveles de organización internos al organismo también son estudiados en este enfoque de la biología del desarrollo. Sin embargo, los factores ambientales parecen estar

[90] "Development results from the coordinated behavior of cells. The major processes involved in development are cell division, pattern formation, morphogenesis or change in form, cell differentiation, cell migration, cell death, and growth. Genes control cell behavior, and thus cell biology provides the link between gene action and developmental processes." (Wolpert *et al.* 1998, p. 21).

prácticamente ausentes o, al menos, tener un rol restringido. El predominio del enfoque internalista se vislumbra en algunos de los principales libros de texto del área. Por ejemplo:

> "Toda la información para el desarrollo embrionario está contenida dentro del huevo fertilizado. Entonces, ¿cómo es interpretada esta información para dar origen a un embrión? Una posibilidad es que la estructura de los organismos esté codificada de alguna manera como un programa descriptivo en el genoma. ¿El ADN contiene una descripción completa del organismo que origina? La respuesta es no. El genoma contiene, por el contrario, un programa de instrucciones para hacer un organismo – un programa generativo – en el cual los constituyentes del citoplasma de los huevos y células son jugadores esenciales, junto con los genes, tal como el ADN codifica para la secuencia de aminoácidos de una proteína" (Wolpert *et al.* 1998, p. 21)[91].

Así, los genes y los constituyentes citoplasmáticos (además del ADN nuclear) tendrían un rol fundamental en el desarrollo, mientras que factores por fuera del huevo fertilizado no son mencionados. El rol restringido del ambiente se expresa también en los temas e índices de algunos libros de biología del desarrollo. Por ejemplo, en el libro previamente citado (Wolpert *et al.* 1998), el ambiente sólo es considerado en contadas temáticas, tales como en la determinación del sexo en algunos grupos, y en el desencadenamiento de ciertos procesos de desarrollo, tales como la metamorfosis de algunos insectos y anfibios. En esos casos se menciona que ciertos factores ambientales pueden funcionar como señales que dan inicio al proceso, el cual es posteriormente dirigido principalmente por hormonas y señales interiores a los organismos.

Asimismo, otro elemento vinculado con el enfoque principalmente internalista propio de la biología del desarrollo es la selección de las especies o grupos de organismos

[91] "All the information for embryonic development is contained within the fertilized egg. So how is this information interpreted to give rise to an embryo? One possibility is that the structure of the organism is somehow encoded as a descriptive program in the genome. Does the DNA contain a full description of the organism to which it will give rise? The answer is no. The genome contains instead a program of instructions for making the organism – a generative program – in which the cytoplasmatic constituents of eggs and cells are essential players along with the genes like the DNA coding for the sequence of amino acids in a protein" (Wolpert *et al.* 1998, p. 21).

mayormente estudiados. Por ejemplo, en el texto previamente citado (Wolpert *et al.* 1998), se menciona que un número pequeño de organismos proveen la mayor parte del conocimiento acerca de los mecanismos del desarrollo (los denominados organismos modelo) y que el libro se centrará en ellos (como ya hemos mencionado en el capítulo anterior, los vertebrados *Xenopus*, ratón, pollo y pez cebra, y los invertebrados *Drosophila* y *Caenorhabditis elegans)*. Tales organismos han sido seleccionados como modelos para la biología del desarrollo en parte por presentar un desarrollo fuertemente canalizado, lo cual permitió estudiar mecanismos conservados en diferentes especies (Bolker 2014)[92]. Esta selección genera un sesgo respecto del estudio del rol de los factores ambientales en el desarrollo por varios motivos. Por ejemplo:

> "Además las especies modelo son estudiadas independientemente de su historia natural. El análisis de cómo el desarrollo es regulado por la ecología o cómo los organismos adaptan su desarrollo a las señales ambientales, a predadores, a cambios climáticos o a conespecíficos es imposible con animales modelo criados en el laboratorio. El mantenimiento en el laboratorio altera el desarrollo, como ha sido documentado en los patrones esqueléticos divergentes que surgen luego de la regeneración en anfibios criados en laboratorio en comparación con aquellos obtenidos de la naturaleza" (Hall 1999, p. 125)[93].

Para finalizar, cabe mencionar que en los últimos años han surgido importantes críticas al enfoque mayormente internalista de la biología del desarrollo, las cuales apuntan a destacar el significativo rol del ambiente como factor regulador e instructivo de estos procesos (Gilbert y Bolker 2003, Gilbert y Epel 2009). Por ejemplo, estas críticas han destacado que:

---

[92] Desde luego, tal selección se vinculó también con cuestiones metodológicas e históricas, tal como explicitan Wolpert *et al.* (1998).

[93] "Model species are also studied totally independent of their natural history. Analysis of how development is regulated by ecology or how organisms adapt their development to environmental signals, predators, climate shifts or conspecifics is impossible with model, laboratory-raised animals. Maintenance in the laboratory alters development, as documented in the divergent skeletal patterns that arise following regeneration in laboratory-reared amphibians in comparison with those obtained from the wild." (Hall 1999, p. 125).

> "La premisa de la mayor parte de la biología del desarrollo moderna es que las condiciones ambientales deben mantenerse lo más constantes posibles para que los experimentos permitan evaluar el efecto específico del factor de interés: un gen particular, una droga, una intervención molecular o quirúrgica. El aislamiento experimental del embrión de las influencias 'externas' durante el análisis de los mecanismos del desarrollo ha probado ser un enfoque útil y poderoso; el problema es que excluye *a priori* al ambiente como un colaborador o una influencia en el desarrollo" (Gilbert y Bolker 2003, p. 6).

Por último, cabe mencionar que la importancia que parecen recobrar estos enfoques actualmente se asocia también a la creciente preocupación por los cambios ambientales y sus consecuencias para los organismos y especies. Retomaremos este tema en la sección III.5.2 dedicada a la eco-evo-devo.

III.5. La evo-devo y la re-integración paulatina de los organismos y su ambiente

III.5.1. El predominio del enfoque internalista en la genética evolutiva del desarrollo y la morfología y embriología comparadas

Entre los diferentes programas de investigación de la evo-devo el papel otorgado al ambiente varía considerablemente. En esta sección trataremos brevemente ese tema en los programas de la genética evolutiva del desarrollo, la morfología y embriología comparadas y la epigenética, mientras que dedicaremos la sección siguiente a la eco-evo-devo. En primer lugar, recordemos que el primero de esos programas se ha centrado en el estudio de los procesos genético-moleculares que regulan procesos del desarrollo asociados a la evolución (principalmente de innovaciones y planes corporales). A partir de la descripción que hemos realizado de la genética evolutiva del desarrollo en los capítulos anteriores (principalmente, en la sección II.3.4), surge claramente que el ambiente no tiene un rol principal en estas investigaciones (aunque en algunos sí se asuma la acción de la selección natural sobre los cambios estudiados, como desarrollaremos en el capítulo siguiente). En segundo lugar, el programa de la embriología y morfología comparadas recupera en gran

medida el enfoque internalista y los temas propios de las propuestas macroevolutivas descriptas en la sección anterior. En la presentación que hemos realizado de este programa en el capítulo anterior (sección II.3.2), se evidencia claramente la implementación de ese tipo de enfoque, centrado en el estudio de procesos 'internos' a los organismos en el estudio de fenómenos evolutivos (entre ellos, las propias restricciones, las innovaciones, las heterocronías, entre otros). Así, en estos dos programas de investigación, el ambiente parece considerarse principalmente como un factor de fondo, que no tendría una influencia directa en los mecanismos estudiados[94]. En este sentido, estos enfoques vendrían a 'complementar' o matizar el rol predominante otorgado a la selección natural en la TSE, profundizando el conocimiento acerca de la influencia de los factores internos a los organismos en la evolución. El predominio del enfoque internalista en la evo-devo ha sido reconocido por diversos autores (Gilbert y Sarkar 2000, Griffiths y Gray 2004). Algunos de ellos han destacado incluso que el objetivo de integrar la biología del desarrollo con la genética de poblaciones y la microevolución no se ha logrado, y que tal integración resulta difícil por diversos motivos (Robert 2002, Johnson 2007). Uno de ellos es que los trabajos de la evo-devo apuntarían mayormente al estudio de preguntas y temas macroevolutivos, con un enfoque predominantemente internalista, difícil de compatibilizar con la visión microevolutiva en la cual el rol del ambiente en el mecanismo se selección natural es fundamental.

Por otra parte, el ambiente comienza a adquirir un rol protagónico en el programa de la epigenética y, posteriormente, en la eco-evo-devo (Müller 2007b y 2008, Laubichler 2008). Analizaremos a continuación el rol del ambiente en el primero de esos programas. En principio, como hemos mencionado, el programa de la epigenética se centró en aspectos genético-moleculares y celulares de la evolución y el desarrollo de los organismos (por ejemplo, Arzate-Mejía *et al.* 2011). Más recientemente, se ha observado cierta tendencia a incorporar el análisis de factores ambientales que pueden generar cambios epigenéticos (Bossdorf *et al.* 2008, Ho y Burggren 2010). La importancia dada a este tipo de factores externos se vincula con el supuesto de que los cambios epigenéticos serían particularmente importantes en situaciones de estrés (Meaney 2001, Zhang *et al.* 2006, Jablonka y Raz

[94] Cabe aclarar nuevamente que en estos programas de investigación no se niega la importancia de la selección natural en la historia evolutiva, sino que se apunta a destacar el papel de los factores internalistas en los procesos específicos estudiados y profundizar su conocimiento.

2009, Jablonka y Lamb 2010). El rol del ambiente desde esta perspectiva puede verse en uno de los casos más estudiados desde la epigenética: el fenómeno del cuidado parental, analizado mayormente en ratas en condiciones de laboratorio (Meaney 2001, Zhang 2006, Zhang y Meaney 2010, y sección II.3.1.2 de la presente Tesis). Esta línea de investigación se ha centrado en el denominado 'ambiente social' de los organismos, e incluye la hipótesis de que el comportamiento de los padres hacia las crías funciona como un indicador de las características particulares del ambiente en el cual ellas se desarrollan (Meaney 2001, Zhang *et al.* 2006). Se ha establecido que el grado de cuidado parental recibido por las crías genera diferentes cambios epigenéticos, tanto en el grado de metilación del ADN como cambios fisiológicos y comportamentales. Por ejemplo, un menor grado de cuidado parental se asocia a una respuesta aumentada al estrés en las crías (la cual es acompañada por cambios en la metilación de regiones específicas del genoma, fundamentalmente aquellas que regulan la expresión de receptores de glucocorticoides, hormonas vinculadas con la respuesta al estrés) así como con otros cambios fisiológicos y comportamentales, los cuales persisten a lo largo de la vida de los organismos. Estos cambios pueden transmitirse entre generaciones debido a la repetición en la crías del grado de cuidado parental recibido durante los primeros días de su vida (Zhang 2006). Se ha postulado que tales respuestas serían adaptativas dado que serían inducidas por un comportamiento parental indicativo de ambientes adversos, en los cuales las respuestas inducidas serían beneficiosas para las crías.

Así, el ambiente tendría un rol central en los procesos y mecanismos epigenéticos. Específicamente, el ambiente actúa aquí como un factor regulador del desarrollo (particularmente, en situaciones de estrés ambiental). De manera similar a lo descrito en el caso de la embriología ambiental (sección III.4), determinados factores ambientales actuarían como señales que son percibidas e internalizadas por los organismos, generando finalmente cambios fenotípicos, posiblemente adaptativos (Meaney 2001, Zhang 2006, Jablonka y Raz 2009, Ho y Burggren 2010). Sin embargo, cabe mencionar que el interés central de estas investigaciones parece encontrarse en los mecanismos genético-moleculares involucrados en los procesos epigenéticos más que en la integración de los organismos con su ambiente. De hecho, la gran mayoría de estos estudios se realizan en condiciones experimentales controladas, considerando la influencia de algún factor 'ambiental' específico (toxinas, otro tipo de sustancias o la restricción de algún recurso) al

que son experimentalmente expuestos los organismos (Jablonka y Raz 2009, Ho y Burggren 2010). En este sentido, el foco de estas investigaciones no sería la influencia del entorno ecológico de los organismos en su desarrollo y evolución, sino los mecanismos genético-moleculares y fisiológicos que generan los fenotipos. Por ejemplo:

> "Las señales epigenéticas refieren a una serie de modificaciones químicas del ADN o regiones circundantes al ADN. La actividad transcripcional del genoma es regulada por señales, factores de transcripción, que se unen físicamente a sitios específicos en el ADN. La importancia de los mecanismos epigenéticos reside en su habilidad para regular la facilidad con que los factores de transcripción pueden acceder al ADN. Las señales epigenéticas pueden, por lo tanto, determinar la capacidad de regulación ambiental del genoma (…). Consecuentemente, la epigenética provee un conocimiento notable acerca de la biología que gobierna la función del genoma en respuesta a señales ambientales" (Zhang *et al.* 2010, p. 441)[95].

Finalmente, como reacción al enfoque predominantemente internalista de la evo-devo, el programa de la eco-evo-devo se ha propuesto investigar las implicancias evolutivas de las relaciones de los organismos en desarrollo con su ambiente ecológico, tal como desarrollaremos a continuación.

III.5.2. La eco-evo-devo y la integración de los organismos con el ambiente

Como adelantamos, la eco-evo-devo se propone estudiar la evolución y el desarrollo ontogenético de los organismos en su contexto ambiental, contemplando factores tales como competidores, predadores, simbiontes, factores físicos, entre otros elementos. Recordemos que uno de los principales procesos estudiados desde la eco-evo-

[95] "Epigenetics signals refer to a series of chemical modifications to the DNA or to regions surrounding the DNA. The transcriptional activity of the genome is regulated by signals, transcription factors, that physically bind to specific DNA sites. The importance of epigenetics mechanisms lies in the ability to regulate the ease with which transcription factors can access the DNA. Epigenetic signals can thus determine the capacity for environmental regulation of the genome (…). Thus, epigenetics provides a remarkable insight into the biology that governs the function of the genome in response to environmental signals." (Zhang *et al.* 2010, p. 441).

devo es la inducción ambiental, la cual junto con la plasticidad fenotípica, genera cambios en los organismos y las poblaciones. A partir de la presentación de estos procesos que realizamos en el capítulo anterior pueden identificarse varios roles del ambiente. En primer lugar, el ambiente tiene en estos procesos un rol instructivo, regulador de los procesos de desarrollo, el cual hemos descrito ya en la sección anterior. En segundo lugar, en este programa, se destaca el rol evolutivo de la inducción ambiental como un mecanismo de generación de variabilidad evolutivamente relevante, en muchos casos adaptativa, tales como las diferentes coloraciones del gusano del tabaco que hemos descripto en el capítulo anterior. A su vez (y en relación con las mencionadas propuestas de herencia ampliada), las variantes inducidas por el ambiente pueden ser heredables o, al menos, inducidas generación tras generación, y tener así un rol relevante en la evolución, tal como se propone en el modelo de West-Eberhard que hemos descrito en el Capítulo II (sección II.3.3). Este rol otorgado al ambiente contrasta con el presentado en el marco de la TSE, en el cual no se consideró que el mismo pudiera generar variabilidad evolutivamente relevante (como desarrollamos en la sección III.2). En tercer lugar, en la eco-evo-devo, se incorpora también el rol de 'filtro' que posee el ambiente en el mecanismo selectivo, como ocurre por ejemplo en el modelo de West-Eberhard, que incluye a la inducción ambiental y a la selección natural (Capítulo II, sección II.3.3). En resumen, en este programa de investigación, se amplían los posibles roles del ambiente respecto de los descriptos en los abordajes anteriores: además de actuar como 'tamiz' o 'filtro' en los procesos selectivos, el ambiente también actúa como generador de variabilidad heredable y evolutivamente relevante, y como regulador del desarrollo de los organismos.

Luego de este análisis general referido al rol del ambiente en la eco-evo-devo, nos centraremos en dos temas específicos cuyo estudio ha cobrado relevancia en el contexto actual de extensión de la TSE: la construcción de nicho y la simbiosis. Profundizaremos en el modo en que se ha conceptualizado la relación entre los organismos y su ambiente en estas propuestas a los fines de ampliar nuestro análisis respecto de este tema y de la forma en que se integran en las mismas diversas subdisciplinas y enfoques.

III.5.2.1. Construcción de nicho: la propuesta de un nuevo mecanismo evolutivo

La "construcción de nicho" ha sido una propuesta desarrollada por Richard Lewontin hace algunos años mediante la cual el autor buscó cuestionar la caracterización de la relación entre los organismos y el ambiente propia de la TSE (Lewontin 2000 [1998]). Brevemente, Lewontin planteó que la consideración del ambiente como exterior y preexistente a los organismos, cuyos cambios serían independientes de los de éstos, sería errónea dado que los organismos modifican continuamente y activamente su ambiente mediante sus actividades vitales. Así, no sólo el ambiente influiría en los cambios de los organismos a lo largo del tiempo (mediante los procesos selectivos), sino que éstos también tendrían un rol fundamental en la 'construcción' de su propio ambiente y la modificación de las propias presiones de selección a las que se encontrarían sujetos. Organismos y ambiente serían entonces entidades que se co-definen y co-construyen recíproca y continuamente[96]. Actualmente, la idea de construcción de nicho ha sido retomada de diversas maneras desde la eco-evo-devo (Gilbert y Epel 2009). Entre ellas, se han destacado los procesos de co-desarrollo, tales como los que se establecen en las relaciones simbióticas, en las cuales el intercambio de señales entre diferentes organismos inducen respuestas determinadas y procesos de desarrollo específicos (Gilbert y Epel 2009). Un ejemplo de lo anterior es el intercambio de señales entre los mamíferos y sus simbiontes intestinales, las cuales son imprescindibles para el correcto desarrollo del intestino en varias especies (Gilbert y Epel 2009)[97]. Otro tipo de abordaje, el cual trataremos en lo que resta de esta sección, se ha centrado en los efectos evolutivos de la construcción de nicho y ha propuesto vincular el estudio de estos procesos con la genética de poblaciones (Laland *et al.* 1999, Day *et al.* 2003, Kylafis y Loreau 2008, Odling-Smee 2010). Llamaremos a esta propuesta, como lo hacen algunos de sus propios autores, "teoría de construcción de nicho" (TCN).

Retomando la idea de Lewontin, desde la TCN se destaca principalmente que, al modificar la distribución de recursos durante su desarrollo y demás actividades vitales, los organismos modifican las fuentes de presiones de selección a las que se encuentran sujetos,

[96] Un punto importante del planteo de Lewontin es que lo que constituye el ambiente (más específicamente, el nicho) de cada organismo depende en gran medida de las características de los propios organismos.

[97] Profundizaremos en el estudio de las simbiosis en la sección siguiente.

influyendo así sobre la evolución de los rasgos que dependen de esas fuentes y sobre su propio *fitness* (Laland *et al.* 1999). Además, para indagar el rol evolutivo de estos cambios a lo largo de las generaciones, se propone una nueva forma de herencia, denominada "herencia ecológica":

> "La transmisión de genes por organismos ancestrales a sus descendientes es influida por la selección natural (…). Sin embargo, los hábitats seleccionados, los modificados, y los factores de selección natural modificados en esos hábitats también son transmitidos por esos mismos organismos a sus descendientes a través de un segundo sistema general de herencia, la 'herencia ecológica'. La herencia ecológica comprende la herencia de presiones de selección previamente modificadas por organismos 'constructores de nicho', en un ambiente externo (Odling-Smee *et al.* 2003). En la TCN, los ambientes 'selectivos' de los organismos son parcialmente determinados por fuentes independientes de selección natural, por ejemplo, el clima, o eventos físicos y químicos, como siempre. También son parcialmente determinados por lo que hacen los organismos, o hicieron previamente, a su propio ambiente y al de otros, mediante la construcción de nicho" (Odling-Smee 2010, p. 176)[98].

Se proponen así, como nuevas unidades de herencia, elementos del nicho construido y los propios hábitats 'seleccionados' por los organismos. Mencionaremos brevemente que esta forma de herencia presenta varias características diferentes a las de la herencia genética: transmisión de varios organismos a varios organismos, y no solamente entre organismos relacionados genéticamente; transmisión 'vertical' y 'horizontal' a la vez (es decir, entre generaciones y durante una misma generación), entre otras (Odling-Smee 2010).

En la Figura III.1, reproducimos un esquema de uno de los principales autores de la TCN (Odling-Smee 2010) en el cual se explican cómo se vinculan estos nuevos conceptos

[98] "The transmission of genes by ancestral organisms to their descendants is influenced by natural selection (…). However, selected habitats, modified habitats, and modified sources of natural selection in those habitats are also transmitted by those same organisms to their descendants through a second general inheritance system, ecological inheritance. Ecological inheritance comprises the inheritance of selection pressures previously modified by niche-constructing organisms in an external environment (Odling-Smee *et al.* 2003). In NCT, the selective environment or organisms are therefore partly determined by independent sources of natural selection, for instance, by climate, or physical and chemical events, as usual. They are also partly determined by what organisms do, or previously did, to their own and each other environments by niche construction." (Odling-Smee 2010, p. 176).

en el estudio de la evolución desde esta perspectiva, comparándola a su vez con la noción de cambio evolutivo propia de la TSE.

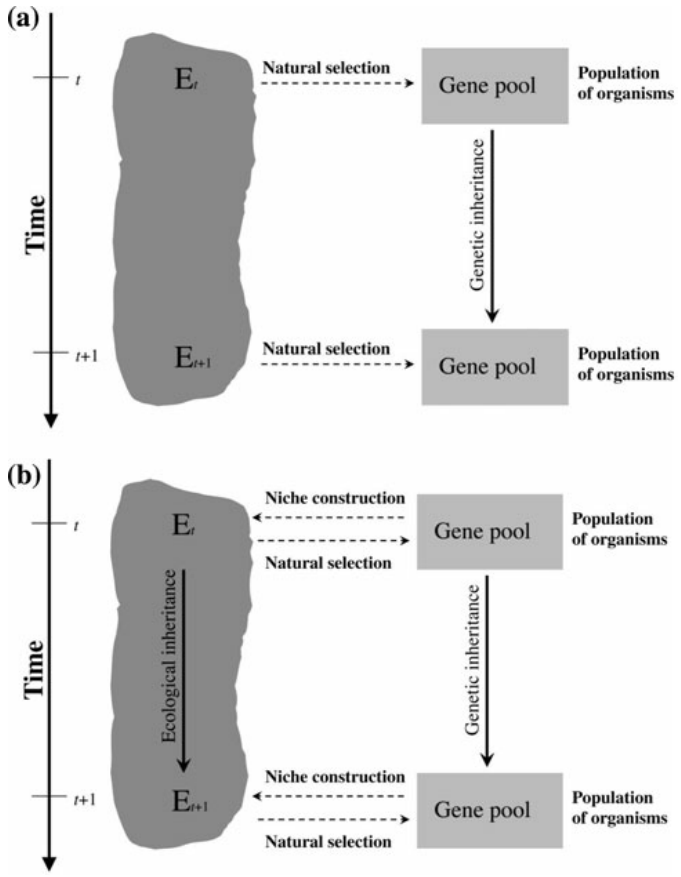

Figura III.1. Representación de la concepción acerca de los procesos evolutivos según Odling-Smee (2010, p. 177) en el marco de: a) la TSE. b) la TCN. *E*: ambiente. *Time*: tiempo. *Natural Selection*: selección natural. *Niche construction*: construcción de nicho. *Gen pool*: conjunto de genes de una población. *Population of organisms*: población de organismos. *Genetic inheritance*: herencia genética. *Ecological inheritance*: herencia ecológica.

En la Figura III.1.a se representa la concepción de cambio evolutivo propia de la TSE: las presiones de selección surgen de un ambiente autónomo, que cambia independientemente de los organismos, y la selección natural constituye el principal mecanismo de cambio evolutivo. También se incluye en la figura la noción de cambio evolutivo propia de la TSE (cambio en el conjunto de genes de una población), y la herencia genética como único tipo de herencia. En contraposición, la Figura III.1.b representa la concepción propia de la TCN: se incorpora a la construcción de nicho como un segundo mecanismo evolutivo, el cual representa las modificaciones que los organismos generan sobre el ambiente (cambiando así

las presiones de selección a las que ellos están sujetos), generación tras generación. A su vez la herencia ecológica representa la transmisión de tales elementos del nicho construido, a través del medio ambiente, externo al organismo, entre generaciones. La construcción de nicho se incorpora así en el estudio de la evolución como un nuevo mecanismo evolutivo.

Sin embargo, a pesar de esta notoria novedad, la TCN recupera en gran medida elementos propios de la TSE para estudiar la evolución. A partir del análisis de trabajos que buscan aplicar la TCN, encontramos que efectivamente la construcción de nicho se considera como un mecanismo co-causante de cambio evolutivo (Laland *et al.* 1999, Day *et al.* 2003, Kylafis y Loreau 2008, Odling-Smee 2010). Más específicamente, este proceso se incorpora a los modelos matemáticos de la genética de poblaciones mediante la introducción de nuevos parámetros en los mismos (por ejemplo, en el trabajo de Laland *et al.* (1999)). Estos modelos apuntan a mostrar que el mecanismo de construcción de nicho puede interactuar con la selección natural y generar patrones de variación de las frecuencias alélicas diferentes a los esperados bajo la acción de la selección natural solamente (Laland *et al.* 1999, Kylafis y Loreau 2008). Por lo tanto, a pesar de los importantes cambios conceptuales propuestos en la TCN (principalmente, la incorporación de un nuevo mecanismo evolutivo que surge al poner en primer plano las relaciones de los organismos con su ambiente), persiste en estos modelos el rol fundamental de la genética de poblaciones y la concepción de la evolución centrada en el nivel genético.

III.5.2.2. La recuperación de la simbiosis en la eco-evo-devo: nuevos mecanismos y nuevas entidades

Como adelantamos, otro de los temas que se ha revalorizado desde la eco-evo-devo ha sido el estudio de la simbiosis (Gilbert y Epel 2009)[99]. En este sentido, en los últimos años, se ha profundizado tanto en el conocimiento de las inter-relaciones que se establecen entre diferentes tipos de organismos en los procesos de co-desarrollo, como en las implicancias evolutivas de tales relaciones (Moran y Telang 1998, Wu *et al.* 2004, McFall-Ngai 2007, Gilbert y Epel 2009, Sharon *et al.* 2011, McDonald *et al.* 2013, Zarraonaindia

[99] La simbiosis ha sido interpretada también como un caso particular de construcción de nicho en el cual los organismos de otras especies constituyen gran parte del ambiente en el que se desarrollan los simbiontes (Gilbert y Epel 2009).

et al. 2013). Antes de analizar los cambios relativos a la relación entre los organismos y su ambiente que surgen en estos trabajos, cabe mencionar brevemente algunas cuestiones generales acerca de la simbiosis. Para comenzar, las definiciones de simbiosis han sido y continúan siendo diversas (Sapp 1994, Margulis 2003). En este sentido, si bien en algunos ámbitos el término suele ser utilizado para referir a un caso especial de interacción mutualista (es decir, una relación estrecha entre organismos de diferentes especies en la cual ambos integrantes obtienen 'beneficios' (Begon 2008)), otros autores han cuestionado la utilización de metáforas de tipo costo-beneficio en la conceptualización de la simbiosis (Margulis 2003). En esta línea se encuentra Lynn Margulis, una de las principales autoras que destacó las implicancias evolutivas de la simbiosis hacia la década de 1960. Margulis resaltó principalmente el rol de la simbiosis en la macroevolución, mediante su teoría de la simbiogénesis. En los procesos simbiogenéticos, la cohabitación de diferentes organismos a largo plazo daría origen a grandes novedades evolutivas: nuevos cuerpos, órganos, o especies (Margulis 2003). Así, la autora propuso a la simbiogénesis como el principal mecanismo generador de grandes novedades evolutivas y de nuevas especies, en contraste con la visión neodarwinista dominante en esa época[100].

Actualmente, desde la perspectiva de la eco-evo-devo, se ha ampliado el estudio de las múltiples influencias de los simbiontes en el desarrollo y la evolución de diversos organismos. Entre la gran diversidad de relaciones simbióticas, las asociaciones entre mamíferos y microorganismos han sido sumamente estudiadas en los últimos años, identificándose múltiples funciones de la microbiota (esto es, el conjunto de todos los microorganismos que residen en o sobre un hospedador, o en partes específicas del mismo), las cuales la vuelven imprescindible para el desarrollo ontogenético de los mamíferos (principalmente, de los sistemas digestivo, vascular e inmune) (Li *et al.* 2008, Gilbert y Epel 2009, Eberl 2010, Sommer y Bakhed 2013, McDonald *et al.* 2013). Tal reconocimiento de la importancia de los simbiontes para el desarrollo normal de los organismos (acompañado de la dilucidación de las inducciones recíprocas de la expresión génica y respuestas celulares que se establecen entre ellos) ha llevado a la concepción de que el desarrollo de los animales

[100] El caso paradigmático de cambio macroevolutivo debido a simbiogénesis destacado por Margulis es el origen de las células eucariotas. La posteriormente denominada 'teoría de la endosimbiosis seriada' explica el origen de las células eucariotas a partir de una sucesión de eventos simbiogenéticos entre diferentes tipos de bacterias (Margulis 1998), algunas de las cuales habrían dado origen a organelas de las células eucariotas. Así, en esta teoría la simbiosis da cuenta de uno de los principales hitos de la historia de la vida.

es mejor descrito como un proceso de co-desarrollo, que involucra a diversos microorganismos (Gilbert y Epel 2009, Gilbert *et al.* 2010). Además, desde estas perspectivas, se ha propuesto la denominación de "superorganismo" para referir a las entidades conformadas por los hospedadores y su microbiota[101]. Tal elección se basa en el hecho de que varias características que tradicionalmente fueron consideradas como propias de los 'hospedadores' (incluyendo el desarrollo de ciertas patologías como diversos trastornos digestivos, respiratorios, metabólicos, inmunológicos, entre otros) comienzan a ser consideradas como propias de los superorganismos (Eberl 2010, McDonald *et al.* 2013). Dichas observaciones han llevado a la consideración de que los superorganismos serían las entidades involucradas en gran parte de los procesos biológicos, tanto desde el punto de vista fisiológico, como genético, anatómico, del desarrollo, y también evolutivo (Moran y Telang 1998, Wu *et al.* 2004, Wernegreen 2004, Marchetti *et al.* 2010, Sharon *et al.* 2011, Eberl 2010, Arrieta y Finlay 2012, Gilbert *et al.* 2012, Sommer y Bakhed 2013)[102]. En este sentido, dado que los superorganismos surgirían a partir de una historia co-evolutiva, estas propuestas llevan a cuestionar también la importancia que los 'conflictos de intereses' y la competencia han tenido en la evolución y co-evolución de los organismos, respecto de la cooperación (Seal y Tschinkel 2007).

A su vez, a partir del reconocimiento de que varias características fenotípicas de los organismos serían, más precisamente, propias de los superorganismos, y de la posibilidad de herencia trans-generacional de simbiontes y comunidades microbianas (Margulis 2003, McFall-Ngai 2007, Gilbert y Epel 2009)[103], se ha propuesto que los superorganismos podrían constituir unidades de selección, esto es, individuos sobre los cuales podría actuar la selección natural (Rosenberg *et al.* 2007, Zilber-Rosenberg y Rosenberg 2008, Gilbert *et al.*

[101] Este término ha sido primeramente utilizado en la biología para referir a las colonias de insectos sociales (hormigas, termitas, abejas), las cuales poseerían características organizacionales análogas a las propias de los organismos.

[102] A su vez, estas observaciones han llevado a reflexionar acerca de la naturaleza propia de los individuos, destacándose la dificultad para determinar límites precisos de los mismos, y la necesidad de considerar diferentes criterios de individualidad (anatómica, fisiológica, del desarrollo, genética) (Gilbert *et al.* 2012).

[103] La transmisión de simbiontes puede darse tanto por vía ambiental (en la cual los simbiontes se adquieren desde el medio ambiente en cada generación) como 'trans-ovárica' (las bacterias ya se encuentran en las gametas femeninas antes de la fecundación, como en el caso de diversos insectos), siendo esta última forma de transmisión conocida solamente en invertebrados (McFall-Ngai 2007, Gilbert y Epel 2009).

2010, Singh *et al.* 2013, Zarraonaindia 2013)[104]. Un elemento que cabe destacar respecto de las propuestas que postulan a los superorganismos como unidades de selección es que en ellas se han resaltado principalmente los beneficios (en términos de aumento de *fitness)* que la microbiota provee al hospedador, y viceversa (Rosenberg *et al.* 2007, Zilber-Rosenberg y Rosenberg 2008, Gilbert *et al.* 2010, Singh *et al.* 2013). Por ejemplo:

> "Si la relación entre especies simbióticas es tan importante, entonces quizás el ambiente selecciona no sólo a cada especie en la relación, sino también entre variantes del holobionte. Las características que confieren aptitud no serían entonces solamente las del hospedador sino las características del grupo *per se*. Por lo tanto, podría ser útil indagar la evolución de un solo genoma en el contexto del hologenoma. Esta visión de la evolución une a estas especies en una única unidad que co-evoluciona, porque el *fitness* de cada especie dependería de sus interacciones con otras en la simbiosis" (Gilbert *et al.* 2010, p. 673)[105].

En esta línea pueden encontrarse varios estudios acerca de los beneficios conferidos por los simbiontes a los 'hospedadores' (Gilbert *et al.* 2010). A modo de ejemplo, mencionaremos el caso de las poblaciones de áfidos (insectos), asociados simbióticamente con bacterias del género *Buchnera.* Algunas de esas bacterias confieren termo-resistencia a los áfidos, y diferente tasa de fecundidad a los mismos, esto es, diferente valor de *fitness*. Es decir que, la selección natural actúa sobre la variabilidad existente en las poblaciones de insectos, la cual surge del establecimiento de interacciones simbióticas con diferentes bacterias[106]. Al tratarse

---

[104] Cabe recordar aquí el importante vínculo entre el concepto de individualidad y el de unidades de selección que surgiera en las discusiones respecto de la posibilidad de que entidades diferentes a los organismos (principalmente, especies) pudieran funcionar como unidades de selección a partir de la propuesta de selección jerárquica.

[105] "If the relationship between symbiotic species is so important, then perhaps the environment selects not only on each species in the relationship, but also among variants of the holobiont. The fitness traits would therefore be not merely those of the host, but the traits of the group *per se*. Therefore, it may prove useful to look at the evolution of a single genome in the context of the hologenome. This view of evolution would link these species together as a single coevolving unit, because the fitness of each species would rely on its interactions with the other species in the symbiosis." (Gilbert *et al.* 2010, p. 673). El término 'holobionte' es utilizado generalmente como sinónimo de 'superorganismo' (Gilbert *et al.* 2012).

[106] Tal variabilidad ha sido considerada como un tipo de variabilidad epigenética (Jablonka y Lamb 1995, Gilbert *et al.* 2010). En este sentido se ha destacado su mayor potencial evolutivo respecto de la variación

de una simbiosis doblemente obligada (por lo cual ambos integrantes constituyen también una unidad reproductiva), los superorganismos se consideran en este caso las unidades de selección (Gilbert *et al.* 2010).

A partir de lo desarrollado hasta aquí, puede vislumbrarse de qué manera se integran en estos abordajes aspectos del desarrollo y de la evolución: las relaciones simbióticas, que implican co-desarrollo entre diferentes organismos, adquieren un enfoque principalmente microevolutivo (poblacional), destacándose las diferencias de *fitness* entre superorganismos, y los efectos de la selección natural. Este enfoque microevolutivo, descrito brevemente en el párrafo anterior, se encuentra presente en varios casos de estudio de simbiosis entre insectos y bacterias[107,108]. De esta manera, la concepción de nuevas entidades (los superorganismos) que surgen del reconocimiento de la importancia del co-desarrollo como forma particular de interacción de los organismos con su ambiente, se integra con el marco teórico clásico del neodarwinismo, complementándose así el papel evolutivo de la simbiosis con el de la selección natural.

En conclusión, encontramos en estas propuestas de integración de la simbiosis en la evolución importantes novedades ontológicas, dado que se considera una nueva entidad: el superorganismo. A su vez, los superorganismos se incorporan en el estudio de la evolución como unidades de selección, con una perspectiva microevolutiva, recuperándose así la relación 'antagónica' entre superorganismos y factores ambientales que funcionan como 'filtro' en los procesos selectivos. En la próxima sección recapitularemos los resultados obtenidos acerca del rol del ambiente en los diferentes abordajes que hemos analizado a lo

---

genética, debido al menor tiempo requerido para la evolución de los cambios asociados al establecimiento de relaciones simbióticas (dada, por ejemplo, la rapidez con la cual una mutación podría expandirse en una población bacteriana de simbiontes respecto de la velocidad requerida para su expansión en poblaciones animales), así como la posibilidad de adquirir características y funciones cuya evolución hubiera sido prácticamente imposible sin el establecimiento de relaciones simbióticas (Watson y Pollack 1999, Gilbert *et al.* 2010).

[107] Entre los ejemplos más notables se encuentra el de la bacteria *Wolbachia* que, al modificar la proporción de sexos de las poblaciones de sus insectos 'hospedadores', puede influir drásticamente en el destino de esas poblaciones (McFall-Ngai 2007, Gilbert y Epel 2009, Gilbert *et al.* 2010).

[108] El rol de la simbiosis como mecanismo macroevolutivo, que origine grandes innovaciones, no es prácticamente recuperado en estas propuestas. De hecho el papel de la simbiosis en el origen de nuevas especies parece ser escasamente estudiado actualmente (con la excepción de algunos trabajos que abordan el rol de los simbiontes en el establecimiento de barreras reproductivas de diferente tipo entre organismos de la misma especie, como en el trabajo de Brucker y Bordenstein (2012)).

largo de este capítulo, y de los vínculos entre diferentes subdisciplinas que se han establecido en el estudio de este tema en los diferentes programas de investigación de la evo-devo.

III. 6. Recapitulación: cambios epistémicos en la relación entre los organismos y su ambiente en la evo-devo

A partir del recorrido realizado en este capítulo, encontramos en la evo-devo diversas conceptualizaciones respecto de la relación entre los organismos y su ambiente, las cuales surgen en el marco de la integración entre diferentes enfoques y subdisciplinas. En la Tabla III.1 resumimos los resultados obtenidos en nuestro análisis del rol del ambiente en la biología evolutiva (en la TSE y en las propuestas macroevolutivas) y en las diferentes áreas de la biología del desarrollo analizadas (genética del desarrollo, teratología y embriología ambiental).

Campo de estudio/ Rol del ambiente	**TSE**	**Propuestas macroevolutivas**	**Biología del desarrollo**		
			Genética del desarrollo	**Teratología**	**Embriología ambiental**
'Filtro'	X	X			x
Genera variabilidad					x
Rol regulador o instructivo					X
Causa de perturbaciones o desvíos				X	
Factor 'de fondo'	x	x	x	x	x

Tabla III.1. Resumen de los resultados obtenidos respecto del rol del ambiente en la biología evolutiva (TSE y propuestas macroevolutivas de la década de 1970) y en las diferentes áreas de la biología del desarrollo analizadas (genética del desarrollo, teratología y embriología ambiental). Con respecto a las categorías referentes al rol del ambiente, cabe aclarar que la categoría de 'filtro' refiere a su papel en los mecanismos selectivos. Además, la categoría 'factor de fondo', presente en

todos los campos de estudio, representa la concepción propia de toda la biología moderna del rol fundamental del ambiente como condición de posibilidad de lo vivo y de todos los procesos biológicos abordados. Asimismo, las cruces pequeñas (x) representan que, si bien el rol indicado se encuentra presente en el campo de estudio, no es el papel fundamental en el cual se centran las investigaciones propias de ese campo.

Como se observa en la Tabla III.1, encontramos en la biología evolutiva (tanto en el estudio de la microevolución en el marco de la TSE como en las propuestas macroevolutivas) un rol fundamental del ambiente como 'filtro', esto es, el rol que presenta el ambiente en el mecanismo de selección natural, y en el de selección jerárquica. Cabe recordar también un segundo tipo de enfoque en las propuestas macroevolutivas, las denominadas propuestas internalistas, en las que el ambiente no presentaba un rol tan preeminente. Por otra parte, en el campo de la biología del desarrollo, encontramos una gran variedad de roles considerados para el ambiente, especialmente en el área de la embriología ambiental. En esta área, se ha destacado principalmente su papel regulador e instructivo en el desarrollo. A su vez, la teratología ha considerado al ambiente como un factor que genera perturbaciones o desvíos respecto de la trayectoria normal del desarrollo. Por último, en el programa de la genética del desarrollo, el ambiente ha ocupado un lugar marginal, siendo considerado principalmente como un factor de fondo, que posibilita el desarrollo de los procesos estudiados, pero el cual no es mayormente incorporado como parte central de los mismos.

Por otra parte, en la Tabla III.2, resumimos los resultados del análisis del rol del ambiente en diferentes programas de investigación de la evo-devo.

Campo de estudio/ Rol del ambiente	Evo-devo			
	Genética evolutiva del desarrollo	**Morfología y embriología comparadas**	**Epigenética**	**Eco-evo-devo**
'Filtro'	x	x	x	X
Genera variabilidad			X	X
Rol regulador o instructivo			X	X
Causa de perturbaciones o desvíos			X	X
Factor 'de fondo'	x	x	x	x

Tabla III.2. Resumen de los resultados obtenidos acerca del rol del ambiente en los principales programas de investigación de la evo-devo: genética evolutiva del desarrollo, embriología y morfología comparadas, epigenética y eco-evo-devo. Valen en esta tabla las mismas aclaraciones efectuadas en el epígrafe de la Tabla III.1.

Respecto de estos resultados cabe destacar, en primer lugar, las similitudes encontradas en el rol del ambiente en los dos primeros programas de evo-devo presentados en la Tabla III.2, estos son, la genética evolutiva del desarrollo y la morfología y embriología comparadas. En este sentido, en ambos programas predomina el enfoque internalista (asumiendo además la función del ambiente como 'filtro' en los procesos selectivos), el cual representa en parte la continuación de la perspectiva propia de algunas de las propuestas macroevolutivas de la década de 1970. En particular, en el caso de la genética evolutiva del desarrollo, el enfoque internalista se presenta también como continuación del propio de la genética del desarrollo. A su vez, con respecto a la perspectiva de la morfología y embriología comparadas, si bien se incorpora en este programa de investigación el estudio de un mayor número de niveles de organización, el ambiente también presenta aquí un rol secundario en los procesos indagados.

Por otra parte, en el programa de la epigenética, comienzan a ampliarse considerablemente los roles otorgados al ambiente. En este sentido, se destacan principalmente el papel del ambiente como regulador de los procesos de desarrollo y como generador de variabilidad heredable y evolutivamente relevante. De esta manera, más allá del énfasis otorgado en este programa de investigación a la dilucidación de las modificaciones genético-moleculares que regulan la expresión génica, se destacan roles del ambiente que habían sido centrales en la embriología ambiental, y soslayados en la TSE.

Asimismo, los roles del ambiente se amplían definitivamente en el programa de la eco-evo-devo, a la vez que se profundiza en su integración con los organismos. Desde esta perspectiva, se complemente el rol de 'filtro' presente en la selección natural, con los roles dados al ambiente en otros mecanismos, tales como la inducción ambiental, la construcción de nicho y la simbiosis (entre otros). En primer lugar, mediante la inducción ambiental, se destaca su papel del ambiente como regulador de los procesos de desarrollo y como generador de variabilidad heredable y evolutivamente relevante. En segundo lugar, en el caso del mecanismo de construcción de nicho, se resaltan las relaciones recíprocas que se establecen entre los organismos durante su desarrollo y el ambiente. Estas relaciones son incorporadas, en el marco de la TCN, en los modelos microevolutivos de la genética de poblaciones, como parte de un nuevo mecanismo evolutivo. Hemos mencionado también algunas características propias de esa integración, tales como la prioridad dada a esa última subdisciplina y al nivel genético. En tercer lugar, en la recuperación de la simbiosis en el programa de la eco-evo-devo se destaca la importancia del co-desarrollo en la evolución dado que ésta constituiría un mecanismo que genera variabilidad heredable, influyendo principalmente en los cambios microevolutivos. Una novedad importante que surge en esta recuperación es la revisión de la noción de individualidad y la propuesta de una nueva entidad, el superorganismo. Los superorganismos son considerados además como unidades de selección. De esta manera, los nuevos roles del ambiente se complementan con su papel de 'filtro' en los procesos selectivos.

En conclusión, hemos hallado importantes novedades epistémicas respecto de la relación entre los organismos y su ambiente en algunos programas de investigación de la evo-devo, específicamente, en la epigenética y la eco-evo-devo, y una importante ampliación de los roles del ambiente en la evolución y el desarrollo de los organismos. El análisis

efectuado también nos permitió comenzar a explorar algunas características propias de la integración de diferentes subdisciplinas que se da en estos campos de estudio mediante la conceptualización de nuevos mecanismos y nuevas entidades. Esos ítems epistémicos parecen funcionar en estos casos como puentes e interconexiones entre las diferentes subdisciplinas integradas[109]. En el capítulo siguiente, profundizaremos específicamente en uno de esos ítems que ha surgido aquí como puente entre diferentes subdisciplinas: los mecanismos evolutivos y del desarrollo. Este tema se vincula a su vez, como veremos, con la propuesta de integración de causas próximas y últimas de los fenómenos biológicos en la evo-devo.

[109] Profundizaremos en la función de los mecanismos y de las nuevas entidades como interconexiones entre las diferentes subdisciplinas que se integran en evo-devo en el Capítulo VI.

Capítulo IV. La distinción entre causas próximas y causas últimas. La promesa de su integración en la evo-devo

IV.1. Introducción. Causas próximas y últimas: una distinción conflictiva

El tema de la causalidad ha sido un importante tópico de discusión en la filosofía general, así como en la filosofía de la ciencia. Específicamente, la distinción entre causas próximas y últimas desarrollada por Mayr (1961) ha sido, y continúa siendo, extensamente discutida desde la filosofía de la biología. En este sentido, algunos autores han sostenido que esta distinción se ha convertido en un impedimento para el progreso de las investigaciones biológicas en el contexto actual de extensión de la TSE (Laland *et al.*2011), mientras que otros defienden la necesidad de mantenerla, con diferentes revisiones y clarificaciones (Ariew 2003, Caponi 2008).

Asimismo, como hemos desarrollado en el Capítulo I de la Tesis (sección I.1.2), la distinción entre causas próximas y últimas ha tenido diversas implicancias en la biología. En particular, esta distinción ha tenido un correlato en la forma de estudiar diferentes procesos y fenómenos biológicos: en términos generales, los procesos próximos y últimos han sido abordados en forma separada por diferentes subdisciplinas (Love 2003, Amundson 2005). En particular, la separación del estudio de la embriología y de la evolución fue insistentemente defendida por Mayr aún en la década de 1990, cuando ya habían comenzado a cobrar importancia las propuestas de integración de ambos tipos de procesos (Mayr 1994)[110].

A su vez, como adelantamos en el Capítulo I de la Tesis, uno de los objetivos generales planteados desde la evo-devo ha sido el de integrar causas próximas y últimas en el estudio de los procesos biológicos (Laubichler 2008). En este sentido, en el presente capítulo nos proponemos analizar en qué medida y de qué manera la evo-devo realiza tal

[110] En este sentido, resulta curioso que Mayr refiera al estudio de los genes *Hox* y a otros temas de la evo-devo en su libro de 1997 ubicándolos en el capítulo referente a preguntas propias de la biología funcional (Mayr 1997b). Si bien allí Mayr explicita la relación de esos temas con cuestiones evolutivas, el lugar de estas investigaciones respecto de los dos grandes campos de la biología por él distinguidos (funcional y evolutiva) no es problematizado. En este sentido, como mencionamos en la Introducción de la Tesis, Mayr parece haber sostenido, aún en la década de 1990, que 'mezclar' el estudio de las causas del desarrollo de los organismos con la evolución implicaría no comprender la distinción entre causas próximas y últimas (Mayr 1994).

integración. Con este fin, en la próxima sección (IV.2) profundizaremos en la distinción entre causas próximas y últimas (tanto en la caracterización de Mayr como en las propuestas de otros autores que defienden actualmente dicha distinción). En esa sección, expondremos también los vínculos entre la noción de causa y la de mecanismo, e identificaremos elementos específicos que nos permitan distinguir entre mecanismos próximos y últimos. Utilizando esos elementos, analizaremos cómo se han presentado y relacionado los dos tipos de mecanismos en la biología del desarrollo (sección IV.3) y en la TSE (sección IV4). A su vez, a partir del análisis de las propuestas macroevolutivas (sección IV.5), veremos que los elementos identificados a partir de la propuesta de Mayr presentan una operatividad restringida para el análisis de los mecanismos que consideran un enfoque jerárquico de los procesos evolutivos. Por ello, en la sección IV.6, presentaremos otra propuesta para diferenciar entre mecanismos próximos y últimos. Luego utilizaremos estos nuevos criterios para el análisis de los mecanismos propuestos en diferentes programas de investigación de la evo-devo (sección IV.7). Nuestro objetivo en esa sección será analizar si los mecanismos abordados en los diferentes programas de evo-devo constituyen mecanismos próximos o últimos, y cómo éstos se vinculan en esas propuestas. Por último, finalizaremos este capítulo con algunas conclusiones respecto de la integración de mecanismos próximos y últimos en la evo-devo (sección IV.8).

IV.2. La distinción próximo-último: de las causas a los mecanismos

Comencemos por recordar brevemente los principales elementos de la distinción entre causas próximas y últimas propuesta por Ernst May:

> "Las causas próximas se relacionan con las funciones de un organismo y sus partes, así como con su desarrollo, desde la morfología funcional hasta la bioquímica. Por otra parte, las causas evolutivas, históricas o últimas apuntan a explicar por qué un organismo es como es." (Mayr 1982, p. 68)

A partir del análisis de diversas obras de Mayr (Mayr 1961,1982, 1994, 1996, 1997b) y de los elementos que hemos desarrollado en el Capítulo I, podemos identificar al menos tres elementos o aspectos involucrados en la distinción[111]:

1) **Tipos de preguntas y explicaciones**: en primer lugar, la distinción próximo-último refiere de manera general a la diferenciación de tipos de preguntas abordadas por las subdisciplinas funcionales y evolutivas respectivamente, así como a los tipos de respuestas o explicaciones a los que cada una de ellas apuntaría (Mayr 1961). Las causas últimas forman parte de explicaciones históricas, que refieren a la evolución. A su vez, las causas próximas dan cuenta del funcionamiento, el desarrollo y la estructura (composición) de los organismos y/o entidades inferiores al mismo. En este sentido, la distinción entre causas próximas y últimas expresaría los dos tipos de respuestas o explicaciones propias de cada uno de los dos grandes campos de la biología diferenciados por Mayr[112].

Una precisión que cabe realizar aquí es que el propio Mayr propuso en trabajos posteriores el reemplazo de la denominación de 'causas últimas' por el de causas evolutivas (Mayr 1993). En particular, es claro en la obra de Mayr que la principal causa evolutiva por él considerada es la selección natural (tal como han destacado diversos autores, por ejemplo Ariew (2003), Caponi (2008), entre otros). Esta identificación de causas evolutivas con un mecanismo evolutivo otorga un significado preciso a la compleja y arduamente discutida noción de causa. Al mismo tiempo, desde propuestas más recientes, se ha destacado que otros mecanismos de cambio evolutivo (la deriva

[111] Además Mayr ha mencionado diferencias metodológicas relativas al estudio de causas próximas y últimas: la determinación de causas próximas se llevaría a cabo, en general, mediante la experimentación, mientras que las causas últimas se abordarían mediante inferencias a partir de narraciones históricas (Mayr 1961, 1997b). Sin embargo, él no profundizó en los aspectos metodológicos de la distinción y, por cuestiones de extensión, tampoco abordaremos aquí este aspecto.

[112] Esto también puede expresarse diciendo que la distinción próximo-último está definiendo dos tipos de clases de contraste (Van Fraassen 1977, Díez y Moulines 1999) correspondientes a cada rama de la biología. La clase de contraste refiere a un concepto desarrollado principalmente por Van Fraassen (1977) relativo a la pragmática de la explicación científica. En ese contexto, las explicaciones son respuestas a preguntas de tipo 'por qué'. Estas preguntas llevan asociadas, implícita o explícitamente, una clase de contraste "sin la cual no se pregunta propiamente nada" (Díez y Moulines 1999, p. 248). La forma explícita de estas preguntas es entonces: ¿por qué α y no b1, b2, b3…? El conjunto de respuestas posibles (formado por α, b1, b2, b3, …) es la clase de contraste. Desde este marco teórico, la pregunta continúa indeterminada a menos que se explicite además la relación de relevancia explicativa que se espera entre la respuesta y la pregunta, es decir, el tipo de respuesta que se considera explicativa en cada contexto.

génica, la migración y la mutación recurrente) pueden ser considerados como causas últimas o evolutivas dado que tendrían las mismas funciones que la selección natural en las explicaciones evolutivas (Ariew 2003, Caponi 2008). De este modo, ha ido consolidándose la noción de que las causas últimas refieren más específicamente, a los mecanismos evolutivos. Las explicaciones últimas serían entonces explicaciones evolutivas o, más precisamente, basadas en mecanismos evolutivos.

2) **Niveles de organización**: si bien Mayr no señala claramente la contraposición entre aquellos niveles jerárquicos en los que actuarían las causas próximas y las últimas, puede inferirse cierta diferenciación a partir de su caracterización de la distinción (cfr. Ariew 2003). En primer lugar, Mayr explicita claramente el nivel de organización en que actuarían las causas próximas: "las causas próximas gobiernan las respuestas de los individuos (y sus órganos" (Mayr 1961, p. 1503). El autor sugiere además que las causas próximas también actuarían en niveles inferiores al de órganos, incluyendo al nivel molecular[113]. Por otra parte, con respecto a las causas últimas o evolutivas, Mayr no explicita un nivel de organización en el cual éstas actuarían. Sin embargo, sí queda claro en su propuesta, como ya hemos mencionado, que las causas últimas refieren a los mecanismos evolutivos, principalmente a la selección natural. En base a este punto, varios autores que proponen actualmente revisiones de la distinción sostienen que los niveles de organización en los cuales actúa cada tipo de causa también constituye un elemento diferenciante de las mismas (Ariew 2003, Caponi 2008[114], cfr. Calcott

[113] Esta idea se encuentra también presente en la cita de Laubichler (2008, p. 39 de la presente Tesis), en la cual se explicita como objetivo de la evo-devo la integración de causas evolutivas y causas próximas, entendidas éstas últimas como mecanismos celulares y moleculares.

[114] Caponi (2008) propone una revisión de la distinción, particularmente del concepto de causa remota (última), la cual debería definirse como aquella cuyo efecto sólo se refleja en el devenir de los linajes, es decir, en la sucesión de las generaciones en poblaciones, especies o grupos de orden superior (este autor presenta además otras precisiones acerca de la naturaleza de las causas últimas). Así, Caponi propone mantener la distinción entre causas próximas y últimas entendiéndola como una distinción entre factores que inciden en los estados de los organismos y aquellos que influyen en la evolución de los linajes, respectivamente. Una idea similar aparece en la propuesta de Ariew (2003), quien plantea diferenciar entre el estudio de eventos causales propios del nivel individual y la explicación estadística de fenómenos evolutivos propios del nivel poblacional. Este último autor destaca que las explicaciones evolutivas refieren a atributos estadísticos de las poblaciones. Ariew propone reemplazar la distinción próximo/último por la distinción entre explicaciones que refieren a causas del nivel individual y explicaciones estadísticas de fenómenos poblacionales, no reductibles a fenómenos individuales

2013)[115]. En términos generales, se ha sostenido que las causas últimas actuarían en el nivel de las poblaciones (o, más específicamente, sus efectos se registrarían en ese nivel, o en niveles superiores a la población), mientras que las causas próximas actuarían en niveles inferiores (organismo y niveles infra-organísmicos). La consideración de que las causas últimas ejercerían sus efectos en el nivel poblacional surge a partir de ciertas concepciones acerca de la naturaleza de la selección natural, tales como su carácter variacional (Lewontin 2000 [1998]). Tal carácter variacional refiere a la forma de conceptualizar el cambio evolutivo mediante ese mecanismo: las poblaciones (unidades de cambio evolutivo) cambian porque hay variación entre los organismos y algunas variantes dejan más descendencia que otras. De esta manera, el cambio en el conjunto (población) consiste en la modificación de la proporción de las diferentes variantes (Lewontin 2000 [1998]). Los efectos de la selección natural, por lo tanto, se registrarían en las poblaciones, siendo éstas las principales unidades evolutivas. En contraposición, en los procesos de cambio de tipo transformacional, los grupos cambian debido a la modificación en simultáneo de cada uno de sus componentes. En términos evolutivos, suelen ejemplificarse estos dos tipos de cambios mediante la comparación entre la teoría darwiniana y la lamarckiana. En ésta última, las poblaciones cambian debido a que cada organismo sufre modificaciones de manera simultánea (Lewontin 2000 (1998]). El enfoque darwiniano y variacional del cambio evolutivo es el que se encuentra fuertemente presente en la TSE, por lo cual la principal causa evolutiva (la selección natural) ejercería sus efectos en el nivel poblacional, mientras que las causas próximas actuarían en niveles inferiores a la población.

3) **La escala temporal en la que actúa cada tipo de causa**: mientras que las causas últimas actúan en 'escala de tiempo evolutivo' (según Mayr, miles o cientos de miles de años, o miles de generaciones), las causas próximas lo harían en el tiempo de vida de cada organismo individual. Este aspecto queda claramente expresado en la siguiente cita:

[115] Dado que, como hemos mencionado, la distinción próximo-último continúa siendo discutida y reformulada, consideraremos también en nuestro análisis algunos de los elementos que otros autores han propuesto en su revisión de la distinción de Mayr.

> "Las causas próximas ocurren aquí y ahora, en un momento particular, en un estadio particular del ciclo de vida de un individuo, durante el tiempo de vida de un individuo; las causas últimas han estado activas por largos periodos de tiempo, más específicamente en el pasado evolutivo de las especies." (Mayr 1997b, p. 119)

Esta contraposición de escalas temporales se vincula claramente con los otros dos elementos que hemos diferenciado (tipos de preguntas y explicaciones a los que apunta cada tipo de causa y niveles de organización involucrados).

Resumimos estas tres contraposiciones involucradas en la distinción entre causas próximas y últimas en la Tabla IV.1.

Contraposiciones\ Tipos de causas	**Tipos de preguntas y explicaciones**	**Niveles de organización en los que actúan**	**Escala temporal**
Últimas	Acerca de la historia evolutiva	Poblacional (y niveles superiores en algunas propuestas)	'Escala de tiempo evolutivo': miles o cientos de miles de años, miles de generaciones
Próximas	Acerca del funcionamiento, desarrollo y composición (de los organismos y/o entidades infra-organísmicas)	Organismo y niveles inferiores	Tiempo de vida de cada organismo individual, aquí y ahora, en un momento particular, en un estadio particular del ciclo de vida de un individuo

Tabla IV.1. Resumen de las tres contraposiciones que hemos identificado en la distinción próximo-último.

Realizada esta primera aproximación a la distinción próximo-último, avanzaremos en algunos elementos que consideraremos para analizar la integración de causas próximas y últimas en evo-devo. En particular, nos centraremos en el vínculo entre la noción de causa

y de mecanismo en la biología, tema que hemos adelantado en la Introducción de la Tesis. Como adelantamos, la propia noción de causa ha sido sumamente discutida en la filosofía general, así como en la filosofía de la ciencia. En este sentido, caracterizar con precisión qué constituye una causa no es tarea sencilla, y puede encontrarse una diversidad de propuestas al respecto. A los fines de elaborar una noción más precisa de causalidad en las ciencias, algunos autores han notado que frecuentemente los científicos responden acerca de las causas de un fenómeno brindando posibles mecanismos que lo originarían. Así, en la biología moderna, la noción de causa se ha encontrado fuertemente asociada a la idea de mecanismo (Machamer *et al.* 2000, Craver 2001, Chao *et al.* 2013). En este sentido, como adelantamos en la Introducción de la Tesis, la denominada "nueva filosofía mecanicista" ha otorgado a los mecanismos un rol central en el estudio de las explicaciones científicas y de la forma en que las causas de los fenómenos son investigadas desde las ciencias (Skipper y Millstein 2005). El concepto de mecanismo permite además la incorporación de elementos más concretos como causas de los fenómenos, tales como las entidades y actividades que conforman los mecanismos (Machamer *et al.* 2000, Darden 2013). En particular, la noción de mecanismo que utilizaremos en este capítulo, postula que: "Los mecanismos son colecciones de entidades y actividades organizadas en la producción de cambios regulares, desde condiciones iniciales hasta condiciones finales o de terminación" (Craver 2001, p. 58).

Asimismo, la importancia de los mecanismos en las explicaciones y los modelos propios de las subdisciplinas que abordamos en la Tesis ha comenzado ya a surgir en el capítulo anterior (vislumbrándose también un rol significativo de los mecanismos en la integración de diferentes subdisciplinas en la evo-devo). Específicamente, con respecto al tema que nos interesa indagar en este capítulo, hemos ya mostrado que las causas remotas serían los mecanismos de cambio evolutivo. En esta línea, podríamos expresar más precisamente la noción de causas próximas diciendo que éstas referirían a mecanismos de funcionamiento y desarrollo de los organismos. Entonces, analizaremos en las secciones subsiguientes, de qué manera se han estudiado y vinculado mecanismos próximos y últimos en la biología del desarrollo, la TSE, las propuestas macroevolutivas y los diferentes programas de investigación de evo-devo. Para ello, comenzaremos centrándonos en las tres contraposiciones que hemos resumido en la Tabla IV.1 para distinguir entre ambos tipos de

mecanismos (analizando principalmente el tipo de explicación y el nivel de organización involucrados en los mecanismos, dado que dedicaremos el capítulo siguiente de la Tesis al análisis de cómo se integran diferentes temporalidades en evo-devo). A continuación analizaremos entonces los mecanismos indagados por la biología del desarrollo.

IV.3. La biología del desarrollo y el estudio de causas próximas

Como adelantamos, la biología del desarrollo se ha centrado en los procesos que transcurren durante el tiempo de vida de los organismos, y que involucran a los niveles genético-molecular, celular, tisular y organísmico. Además, como hemos desarrollado en el capítulo anterior, si bien las preguntas evolutivas fueron importantes en algunas áreas de la embriología (principalmente, en el abordaje anatómico *sensu* Gilbert (2005)), esas área no fueron las más visibles durante la mayor parte del siglo XX (Gilbert *et al.* 1996, Love y Raff 2003, Raff y Love 2004)[116]. Será hacia la época del surgimiento de la evo-devo que las preguntas evolutivas vuelvan a cobrar mayor relevancia en relación con el estudio del desarrollo. Podemos decir entonces que la biología del desarrollo se ha centrado, principalmente, en explicar el desarrollo y algunos aspectos del funcionamiento de los organismos (aunque posteriormente, tal como veremos, la recuperación de las preguntas evolutivas daría origen a la evo-devo). Por lo tanto, los mecanismos abordados por la biología del desarrollo serían fundamentalmente mecanismos próximos, dado el tipo de preguntas que apuntan a responder, los niveles de organización involucrados en los mecanismos, y la escala temporal que abarcada. Veremos a continuación cómo han sido estudiadas causas próximas y últimas en el marco de la TSE.

[116] A partir de la reconsideración de la importancia de las investigaciones en embriología comparada durante el siglo XX, en las cuales continuaron abordándose los vínculos entre la evolución y el desarrollo ontogenético (tales como los estudios de N.J. Berrill), es que Love y Raff proponen que aquel programa de investigación tendría un rol importante en el surgimiento de la evo-devo (Love y Raff 2003, Raff y Love 2004).
A su vez, debemos destacar aquí nuevamente que importantes figuras indagaron en esta época causas próximas y últimas de manera integrada. Por ejemplo, Conrad Waddington, mediante sus estudios en la asimilación genética y la inducción ambiental, vinculó procesos del desarrollo (que ocurren en los organismos y niveles inferiores, durante el tiempo de vida de los organismos) con procesos evolutivos (poblacionales y transgeneracionales) (Hall 1992). Dado que este tipo de propuestas constituyeron más bien excepciones en esa época, y que han sido retomadas por la evo-devo, no profundizaremos aquí en el análisis de las mismas.

IV.4. Causas próximas y últimas en el marco de la TSE: mecanismos que originan variabilidad y mecanismos evolutivos

Considerando que Mayr ha sido uno de los principales autores de la TSE, no resultan sorprendentes las coincidencias entre las diferentes contraposiciones involucradas en la distinción próximo-último, y varios elementos propios de ese marco teórico. Específicamente, como hemos desarrollado, las causas últimas se han identificado con los mecanismos de cambio evolutivo considerados desde la TSE (principalmente, la selección natural). Tales mecanismos presentan los tres elementos que distinguen a las causas últimas de las próximas: forman parte fundamental de explicaciones históricas (evolutivas), generan cambios que solamente se registran en el nivel poblacional, y actúan en largos periodos temporales, a través de varias generaciones. A continuación desarrollaremos estos tres aspectos, lo cual nos permitirá además especificar algunas características propias de los mecanismos evolutivos como causas últimas y de qué manera éstos se han estudiados desde la TSE.

Comenzaremos por centrarnos en el análisis del nivel en el que actúan estos mecanismos, lo cual también nos permitirá efectuar una caracterización más precisa de los mismos. En primer lugar, resulta evidente que esta característica propia de los mecanismos evolutivos se vincula con la concepción de evolución preponderante en el marco de la TSE (esto es, la noción propia de la genética de poblaciones): la evolución como cambio de las frecuencias génicas de las poblaciones. Por lo tanto, los mecanismos propuestos como generadores de tales cambios ejercen su efecto a nivel poblacional. En segundo lugar cabe destacar, como se desprende de la concepción variacional de la evolución, que los mecanismos evolutivos actúan sobre la variabilidad existente en las poblaciones, modificando la proporción o frecuencia relativa de las distintas variantes. Es decir que una característica fundamental de los mecanismos evolutivos es que ellos 'moldean' o modifican la variabilidad presente en las poblaciones. En particular, en el caso de la TSE, las variantes que se han considerado mayormente relevantes para los procesos evolutivos son las genéticas (alelos). Sin embargo, cabe mencionar aquí que, aun dentro de este marco teórico, existieron disensos respecto de la entidad blanco de los mecanismos evolutivos, en particular, de la selección natural. Diversos autores han defendido que no son los genes sino

los organismos quienes se encuentran sujetos a los procesos selectivos (por ejemplo, el propio Mayr (1997a)). Sin embargo, también se ha asumido generalmente que las características de los organismos que generarían ventajas en los procesos selectivos surgen en gran medida de su genotipo (o, al menos, tienen algún tipo de base genética)[117]. Por lo tanto, aun considerando que la selección natural actúa sobre los organismos, la variabilidad genética de las poblaciones ha sido considerada como un elemento fundamental y necesario para que pudiera actuar la selección natural. En términos generales, la presencia de variación (más específicamente, variación genética) en una población ha sido destacada como un requisito necesario para la acción de los mecanismos evolutivos en el marco de la TSE.

En relación con el punto anterior, cabe aclarar aquí algunos cuestionamientos que podrían surgir respecto de la concepción de la selección natural como un mecanismo poblacional (y, por lo tanto, como una causa última), dado que las entidades consideradas como unidades de selección (entidades sobre las que actúa la selección natural, esto es, 'blancos' de ese mecanismo) tradicionalmente desde la TSE han sido principalmente el organismo o el gen. Una forma de responder a tal cuestionamiento es aclarando que, si bien la selección natural actuaría 'sobre' tales entidades, los cambios generados sólo pueden registrarse a nivel poblacional. En esta línea se encuentra la clarificación desarrollada por Caponi (2008), quien destaca que, a pesar de que las presiones selectivas solamente existen debido al fenómeno ecológico generalmente llamado 'lucha por la existencia' que involucra aspectos propios del ciclo de vida individual de los organismos, las causas remotas (últimas) no pueden reducirse a tales fenómenos individuales. En palabras de Caponi:

> "Los organismos no padecen presiones selectivas ni se modifican en respuesta a ellas: ellos pueden sufrir un cambio de temperatura y responder fisiológicamente a esa alteración. Ellos pueden aclimatarse y aprender; pero evolucionar sigue siendo una prerrogativa de los linajes (Sober, 1984: 204). Aunque éstos no existen sin los individuos, aun así les ocurren cosas, como sufrir presiones selectivas y evolucionar

[117] Cabe aclarar que ha habido diversas posturas dentro de la TSE respecto de este tema. En particular, en la genética cuantitativa (la cual puede considerarse como una rama de la genética de poblaciones), se ha considerado la influencia de otros factores (específicamente, el ambiente) en la determinación del fenotipo de los organismos. Sin embargo, aun en este campo de estudio, la variabilidad genética continúa teniendo un rol central en los procesos evolutivos.

como respuesta a ellas, que a esos individuos nunca podrían ocurrir. Por eso la distinción entre causas próximas y remotas, entendida como una diferencia entre factores que inciden en los estados de los organismos y factores que inciden en la evolución de los linajes, puede y debe ser sostenida (…)" (Caponi 2008 p.135).

En este sentido, Caponi propone re-definir a las causas remotas como aquellas cuyos efectos sólo se reflejan en el devenir de los linajes (poblaciones y grupos de orden superior). Así, las causas remotas no se definirían en función del nivel en el que actúan, sino según el nivel en el cual generan (o se registran) cambios evolutivos.

Otra propuesta que cabe mencionar en relación con este punto es la de Stuart Glennan (2009), uno de los principales autores de la nueva filosofía mecanicista. Si bien Glennan no discute en este trabajo la distinción entre causas próximas y últimas, su análisis acerca de las causas de la selección natural puede citarse en este contexto. La propuesta de este autor se enmarca en la discusión acerca de si la selección natural constituye un proceso causal que ocurre en el nivel de los individuos (organismos) o de las poblaciones. Glennan responde a esta cuestión proponiendo la distinción entre causas productivas y causas relevantes (Glennan 2009)[118]. El autor concluye que las causas productivas de la selección natural serían las actividades e interacciones entre los organismos individuales (la reproducción y la predación principalmente), las cuales producen la reproducción diferencial de los mismos, mientras que propiedades poblacionales que pueden afectar la supervivencia diferencial de los organismos (tales como, por ejemplo, las frecuencias

[118] Ampliando la propuesta de Glennan, la causalidad productiva es una relación entre eventos conectados vía procesos causales continuos e implica objetos (entidades) individuales "haciendo algo" (actividades). Por otra parte, la relevancia causal sería una relación contrafáctica de dependencia entre un hecho *f* (que puede ser un evento, un objeto, una propiedad o relación del entorno) y un evento *e*. El hecho *f* es causalmente relevante para el evento *e* si: *e* no ocurre si *f* no ocurre; *e* es más o menos probable si *f* no ocurre; el valor de *e* hubiera sido diferente si el valor de *f* hubiera sido diferente. Glennan destaca que las propiedades poblaciones no pueden producir cambios evolutivos porque la producción es una relación entre eventos y objetos, y la población no puede considerarse en este caso como un objeto individual que interactúe como un todo con otras entidades para modificar sus frecuencias génicas y fenotípicas. Tales cambios se deben, por el contrario, a las interacciones entre los organismos y el ambiente (Glennan 2009). Esta conclusión se basa fuertemente en la noción de mecanismo sostenida por Glennan, el cual debe involucrar entidades 'haciendo algo'. Es por ello que la selección natural sería un proceso causal en el nivel de los organismos individuales. Esta afirmación es discutida, principalmente por Millstein (2013), quien cuestiona la concepción descomposicional de mecanismo para analizar la selección natural y sostiene que las poblaciones sí actúan como entidades individuales que interactúan con el ambiente en los procesos selectivos.

génicas poblacionales en el caso de la selección dependiente de tales frecuencias o, en un sentido más general, la variación heredable de *fitness* entre organismos) serían sólo causas relevantes de la selección natural. Así, desde esta perspectiva, los procesos causales que producen la selección natural se encontrarían en el nivel de los organismos, mientras que la selección natural también dependería de propiedades poblacionales causalmente relevantes para la evolución, las cuales no serían productoras de los cambios evolutivos.

Más allá de las discusiones citadas, queda claro que el enfoque poblacional para el estudio de la evolución en el marco de la TSE ubica a los mecanismos evolutivos en el rol de causas últimas. Además, de lo expuesto hasta aquí, surgen dos características fundamentales de los mecanismos evolutivos que retomaremos a lo largo del presente capítulo. En primer lugar, la variabilidad en las poblaciones es una condición necesaria para que pueda haber cambios evolutivos. En segundo lugar, una característica fundamental de los mecanismos evolutivos es que éstos generan cambios en las proporciones de variantes en las poblaciones. Por ejemplo, en el caso de la selección natural, alguna ventaja adaptativa que confiera una variante particular presente en la población redunda en la reproducción o supervivencia diferencial de los organismos en favor de aquellos que presenten tal variante, y en un aumento en la proporción de organismos con esa variante en las generaciones siguientes. Así, al actuar un mecanismo evolutivo, hay una probabilidad diferencial de que se presente una u otra variante en la población.

Una tercera y última característica de los mecanismos evolutivos que cabe señalar aquí es que éstos requieren algún tipo de repetibilidad de las variantes entre generaciones para poder generar cambios transgeneracionales con efectos evolutivos. Esta repetibilidad se da, en el marco de la TSE, a partir de la herencia genética de las variantes[119]. Las características de la herencia genética también tienen implicancias respecto de la distinción próximo-último, dado que esta concepción de la herencia permite establecer una clara separación entre los cambios y procesos que les ocurren a los organismos durante su vida y los cambios que pueden transmitirse transgeneracionalmente. En este punto es notorio el vínculo entre la contraposición temporal involucrada en la distinción próximo-último y uno de los principales principios de la TSE acerca de la herencia y el cambio evolutivo: si los

[119] Es por ello que los mecanismos de la herencia aportados por la genética clásica han tenido un lugar central en la consolidación de la TSE.

cambios que sufren los vivientes individuales no son heredables, entonces no pueden formar parte de procesos evolutivos (transgeneracionales). Este supuesto acerca de la herencia también se vincula con la contraposición de niveles de organización involucrada en la distinción próximo-último, dado que, si los cambios que ocurren a los organismos no tienen implicancias evolutivas, solamente entidades supra-organísmicas pueden constituir unidades de evolución. De esta manera quedan también claramente diferenciados y separados los cambios que ocurren durante el desarrollo de los organismos debido a las causas próximas de su funcionamiento y desarrollo, de los cambios poblacionales generados por los mecanismos evolutivos.

Luego de esta caracterización breve de los mecanismos evolutivos, cabe preguntarnos cómo se han considerado los mecanismos próximos en el marco de la TSE. En este sentido, si bien la distinción próximo-último parecería en principio implicar que aquellos mecanismos no tendrían lugar en el estudio de la evolución, éstos si presentan un rol fundamental vinculado con los procesos evolutivos. Como hemos desarrollado, para que puedan actuar los mecanismos de cambio evolutivo es necesario que exista variabilidad en las poblaciones. Específicamente, el principal mecanismo de origen de variabilidad considerado desde la TSE es la mutación en sentido amplio, la cual incluye tanto a las mutaciones puntuales (cambios de pocos nucleótidos en la secuencia de ADN) como los cambios genéticos que involucran grandes fragmentos de ADN (macro-deleciones, duplicaciones, inversiones, translocaciones, hibridización y recombinación, entre otros) (Endler y McLellan 1988, Ridley 2004, Templeton 2006). Así, las mutaciones ocurren en un nivel infra-organísmico (molecular-genético), su efecto no necesariamente se registra en el nivel poblacional, y ocurren durante el tiempo de vida de cada organismo. Por lo tanto, la mutación en sentido amplio o, más específicamente, los mecanismos que originan variabilidad *de novo*, pueden clasificarse como mecanismos próximos[120]. De esta manera, la TSE estableció una clara distinción y separación entre los mecanismos que originan variabilidad (próximos) y los mecanismos evolutivos (últimos).

[120] Cabe recordar aquí que se ha diferenciado claramente dentro de la TSE en qué circunstancias específicas la mutación puede actuar como un mecanismo evolutivo (esto es, cuando es recurrente y ocurre en alta frecuencias). Nos referimos en este párrafo al rol principal que presenta la mutación en ese marco teórico, esto es, cuando actúa como un mecanismo que origina variabilidad y no como un mecanismo evolutivo.

En conclusión, diversos principios fundamentales de la TSE encuentran un correlato en las contraposiciones involucradas en la distinción próximo-último. En particular, esa distinción se expresa en este marco teórico a través de la separación entre los mecanismos evolutivos y aquellos que originan variabilidad. Aunque ambos tipos de mecanismos son necesarios para la evolución biológica, sus características son marcadamente diferentes. Cada uno de estos tipos de mecanismos presenta las características propias de mecanismos últimos y próximos respectivamente: mientras que los mecanismos de cambio evolutivo se desarrollarían en el nivel poblacional y en periodos temporales que involucran muchas generaciones, los mecanismos que originan variabilidad actuarían en los organismos y durante el tiempo de vida de cada uno de ellos. Veremos a continuación qué ocurre con esta distinción a partir de las propuestas macroevolutivas de la década de 1970.

IV.5. Las propuestas macroevolutivas y la revisión de la distinción próximo-último a la luz de los enfoques jerárquicos

Como hemos analizado en el capítulo anterior, si bien las propuestas macroevolutivas de la década de 1970 realizaron diversas críticas a varios principios de la TSE, el principal mecanismo de cambio evolutivo alternativo propuesto fue la selección jerárquica, un mecanismo análogo a la selección natural. A su vez, en estos abordajes surgen novedades respecto del rol de las causas próximas en la evolución, en particular, se proponen nuevos mecanismos que originan variabilidad *de novo*. Comenzaremos por analizar qué ocurre con el nuevo mecanismo evolutivo propuesto y la distinción próximo-último, para centrarnos luego en los mecanismos que originan variabilidad *de novo*.

En primer lugar, como hemos desarrollado, la selección jerárquica implica que entidades de diferentes niveles de organización pueden funcionar como unidades de selección, incluyendo tanto entidades inferiores como superiores al organismo (Stanley 1975, Gould 1982, Vrba y Eldredge 1984, Vrba y Gould 1986, Lieberman y Vrba 1995, Gould 2002, Wilson 2010). Por ejemplo, Gould (2002) destaca seis tipos de 'individuos' que pueden (al menos en principio) estar sujetos a selección (genes, células, organismos,

demes, especies y clados)[121]. De esta manera, aunque gran parte de estos trabajos se han centrado en el estudio de la selección de especies, las propuestas jerárquicas plantean la posibilidad de que los mecanismos evolutivos actúen en diversos niveles de organización. Por lo tanto, a partir de esta propuesta jerárquica para el estudio de la evolución, debemos comenzar a cuestionar algunos de los criterios que hemos utilizado hasta aquí para distinguir entre mecanismos próximos y últimos. Particularmente, el criterio referente al nivel de organización correspondiente a cada tipo de mecanismo ya no parece sostenerse dado que los mecanismos evolutivos (últimos) actuarían de manera jerárquica, en varios niveles de organización (incluyendo también a los niveles infra-organísmicos). En consonancia con esta ampliación de niveles en los cuales actuarían lo mecanismos últimos, el criterio temporal de la distinción tampoco parece sostenerse, dado que la selección en cada nivel jerárquico tendría características temporales propias. Por ejemplo, mientras que los procesos de selección de especies transcurrirían en una escala temporal extensa, los procesos de selección en niveles inferiores al organismo ocurrirían en una escala temporal menor a la del tiempo de vida de los mismos. Estos elementos nos llevan a cuestionar la validez de los criterios enumerados en la Tabla IV.1 para distinguir entre mecanismos próximos y últimos en estas propuestas.

Sin embargo, a pesar de la ampliación de su acción en diversos niveles, encontramos que la selección jerárquica presenta las principales características que hemos detallado en la sección anterior como propias de los mecanismos evolutivos. En primer lugar, la selección actuaría en procesos de tipo variacional, esto es, que moldean la variabilidad existente en los grupos de entidades en el nivel correspondiente (Gould 1982, 2002). Por lo tanto, este mecanismo requiere también de la existencia de variación y genera cambios sobre ella. Ejemplificaremos esta característica con un caso clásico de selección de especies (aunque también cuestionado, ver Lieberman y Vrba 1995), el cual parte de la observación de que muchos clados de gasterópodos del Terciario presentan una tendencia a la disminución de la frecuencia de especies con larva planctónica respecto de aquellas con larva no planctónica. Se ha propuesto que las larvas planctónicas tendrían una menor tasa de especiación debido a la menor probabilidad de aislamiento (dada su mayor capacidad de

[121] Gould aclara que esta enumeración es en cierto sentido arbitraria. Las entidades que podrían ser objetos de selección varían en diferentes propuestas, incluso entre los mismos autores (por ejemplo, Gould 2002 y Vrba y Gould 1986).

dispersión) que las especies no planctónicas[122]. Más allá de las discusiones que han surgido a partir de este caso, el ejemplo nos permite mostrar que en estos procesos es necesario que haya variabilidad entre especies y que, por acción del mecanismo propuesto, surgen cambios en la variabilidad en ese nivel. A su vez, con respecto a la tercera característica propia de los mecanismos evolutivos, queda claro que la repetibilidad también es necesaria en la selección jerárquica. En particular, en el ejemplo citado, se asume que la característica que confiere mayor tasa de especiación a una especie debe transmitirse de la especie parental a las especies hijas (Vrba y Gould 1986, Gould 2002), es decir, que tales características deben presentar repetibilidad. Sin embargo, no es claro cuál sería el mecanismo que asegura tal repetibilidad en los casos de selección de especies. Así, si bien desde estas propuestas macroevolutivas se ha destacado la capacidad de las especies de 'reproducirse' (esto es, de generar nuevas especies mediante procesos de especiación), y también la herencia de variantes de caracteres en estos procesos, tales mecanismos hereditarios no han sido claramente explicitados. En este sentido, el estudio de los métodos para determinar la heredabilidad de las características en el nivel de especie ha sido resaltado recientemente como un área aún muy poco atendida (Jablonski 2000). A pesar de ello, la heredabilidad de las variantes es, de hecho, un requerimiento para considerar que las mismas han estado sujetas a procesos de selección de especies. En conclusión, aunque el tipo de repetibilidad involucrado en la selección de especies no es generalmente explicitado, ésta constituiría un requerimiento de estos mecanismos. Así, las principales características que hemos mencionado como propias de los mecanismos evolutivos en la sección anterior parecen también estar presentes en los mecanismos evolutivos de las

[122] Se ha discutido si este caso de *sorting* de especies corresponde a un caso de selección de especies propiamente, principalmente debido a que la tasa de especiación diferencial se debería a una característica que podría considerarse como propia de los organismos y no sería emergente de la especie (Lieberman y Vrba 1995). En contraposición, Gould (2002) considera que el criterio de que los caracteres vinculados al *sorting* de especies sea emergente de ese nivel para referir a selección de especies sería demasiado restrictivo y propone utilizar el criterio de '*fitness* emergente' (basado en la co-variación entre el carácter y el *fitness* de las especies). Considerando ese criterio, el caso que hemos mencionado sí correspondería a selección de especies. Otra propuesta alternativa es la de Jablonski (2000), quien considera que el rango geográfico sería la característica que correlaciona con la tasa de supervivencia de varias especies de gasterópodos marinos. Dado que una especie puede presentar un amplio rango geográfico por diversos motivos (entre los cuales cierto tipo de desarrollo larval es sólo uno de los posibles), y además esa característica ha resultado ser 'heredable' en el nivel de la especie, el rango geográfico constituiría una característica emergente de la especie y no de los organismos individuales. Jablonski propone entonces que una característica sería emergente de un nivel si sus consecuencias evolutivas no dependen de cómo esa característica se origina en niveles inferiores.

propuestas macroevolutivas. Retomaremos esta conclusión más adelante dado que será importante en la propuesta alternativa para la distinción de mecanismos próximos y últimos que presentaremos en la próxima sección (IV.6).

Por otra parte, veamos qué rol juegan en estas propuestas los mecanismos próximos. Como presentamos en el capítulo anterior, algunos abordajes en la década de 1970 comenzaron a reivindicar la importancia de los mecanismos del desarrollo en la evolución (sección III.3). Entre ellos, las heterocronías han sido uno de los principales mecanismos recuperados. Veamos qué rol tiene este mecanismo en las propuestas macroevolutivas y si es posible clasificarlo como un mecanismo próximo en función de los criterios que hemos propuesto en la Tabla IV.1

Como destacaba Gould en *Ontogeny and phylogeny* (1977), la importancia evolutiva de las heterocronías radica en que la evolución morfológica solamente ocurriría cuando la ontogenia es alterada por introducción de nuevos caracteres en alguna etapa del desarrollo, o cuando caracteres ya presentes experimentan cambios en el momento de su aparición en el desarrollo. Este segundo tipo de cambios son las heterocronías. Veamos qué ocurre con los niveles de organización involucrados en los cambios heterocrónicos. Si bien en un comienzo las propuestas macroevolutivas se centraron en el análisis de los aspectos morfológicos de las heterocronías (Gould 1977, Alberch *et al.* 1979), trabajos posteriores han profundizado en el estudio de los niveles inferiores involucrados, principalmente, el genético-molecular (Klingenberg 1998, Smith 2003)[123]. Como las heterocronías implican cambios en la regulación del desarrollo (punto destacado hoy en los estudios de las heterocronías con una fuerte influencia de la biología del desarrollo (Klingenberg 1998) pero ya considerado por los autores de la década de 1970), se asume que éstas implican múltiples niveles de organización, es decir, que presentan una estructura jerárquica (Alberch *et al.*1979, Smith 2003, McNamara y McKinney 2005). Así las heterocronías involucrarían tanto al nivel

[123] Respecto de este punto cabe mencionar que Klingenberg (1998) plantea una distinción entre el abordaje morfológico de las heterocronías propio de la biología evolutiva (tal como el presentado por Gould y Alberch) de los abordajes más actuales en los cuales el desarrollo ontogenético y, en particular, el análisis genético tienen un rol cada vez más importantes. En este sentido, algunos autores han advertido acerca de los supuestos presentes en ciertos abordajes genético-moleculares de las heterocronías, en los cuales pareciera asumirse una relación lineal entre mutaciones genéticas (particularmente, en los genes *Hox*) y los cambios morfológicos. Este supuesto implicaría desconsiderar a los restantes niveles involucrados en los cambios heterocrónicos, así como el significado original de las heterocronías como propuestas para estudiar la evolución morfológica (Alberch y Blanco 1996).

genético-molecular, como a células, tejidos, órganos, incluso a todo el organismo (Alberch y Blanco 1996, Klingenberg 1998, McNamara y McKinney 2005). En este sentido, los mecanismos heterocrónicos presentarían características propias de mecanismos próximos: los cambios heterocrónicos surgirían en niveles inferiores al organismo (incluyéndolo) y a partir de modificaciones que ocurren durante su desarrollo, es decir, en el tiempo de vida de los organismos.

Sin embargo, desde estas propuestas se destaca que estas modificaciones en la dinámica del desarrollo producen cambios evolutivos y tendrían, por lo tanto, un rol importante en las explicaciones evolutivas. ¿Cuál es la importancia evolutiva de las heterocronías? En primer lugar, resulta claro que los mecanismos heterocrónicos generan nuevas variantes, principalmente, variabilidad morfológica (Gould 1977, Alberch *et al.*1979, McKinney 1999, Jablonski 2000, McNamara y McKinney 2005). Esta consecuencia de las heterocronías se vincula con características propias del desarrollo de los organismos. Como explicaba Alberch:

> "(…) las proporciones relativas de un órgano adulto (o de órganos adyacentes o tipos de tejidos) pueden ser extremadamente alteradas por cambios relativamente pequeños en parámetros de crecimiento. Como el curso del desarrollo normal es dirigido en gran medida por interacciones entre tejidos, una distorsión de la yuxtaposición de tejidos puede resultar en que la estructura de un órgano sea cualitativamente diferente, e incluso en la reestructuración completa de la arquitectura local (…). Este fenómeno provee las bases del desarrollo para producir grandes cambios morfológicos en pocas generaciones (…)" (Alberch *et al.* 1979, pp. 309-310)[124].

Así, las heterocronías pueden generar modificaciones en todo el organismo, con importantes consecuencias evolutivas. En este sentido, los cambios heterocrónicos se han

[124] "(…) relative adult proportions of an organ -or of adjacent organs or tissue types-can be grossly altered by relatively minor shifts in growth parameters. Since the course of normal development is directed to a large extent by tissue interactions, a distortion of tissue juxtapositions can result in a qualitatively different organ structure, and even a complete restructuring of the local architecture (…). This phenomenon provides a developmental basis for producing major morphological shifts within but a few generations (…)" (Alberch *et al.* 1979, pp. 309-310).

vinculado también con el origen de nuevos grupos (tales como el de los vertebrados y tetrápodos) así como con la evolución de órganos y sistemas específicos (Alberch y Blanco 1996, McKinney 1999). Además las heterocronías han sido crecientemente estudiadas a partir de las propuestas de la década de 1970, y se han sumado diversos casos en los cuales se propone su intervención en el origen de innovaciones evolutivas (McNamara y McKinney 2005).

Además las heterocronías tienen en estas propuestas otros importantes roles en la evolución. Principalmente se ha destacado su contribución a la generación de tendencias macroevolutivas, participando así en la explicación de patrones de cambio evolutivo (Gould 1977, Alberch *et al.*1979, Alberch y Blanco 1996, Mc Kinney 1999). Ese rol de las heterocronías las vuelve sumamente significativas para la macroevolución, dado que, desde la paleontología, la importancia macroevolutiva de un proceso se ha vinculado tradicionalmente con su contribución a sustentar tendencias evolutivas hacia un aumento de la diversidad y a la presencia de morfologías más complejas (Gould 1977).

A partir de esta breve descripción del rol de las heterocronías en estas propuestas, y retomando la reflexión acerca de los propios criterios que hemos utilizado para distinguir entre mecanismos próximos y últimos, encontramos aquí otro aspecto que ya no parece sostenerse, esto es, la distinción entre explicaciones evolutivas y funcionales (próximas). Específicamente, los mecanismos próximos del desarrollo (particularmente, aquellos involucrados en las heterocronías) pasan a ocupar un lugar fundamental en las explicaciones evolutivas dado que éstos contribuyen a generar tendencias evolutivas y dar dirección a la evolución. Así, desde estas perspectivas, los mecanismos de desarrollo resultan tener un rol importante en la explicación de los procesos evolutivos.

Recapitulando, a partir de las propuestas macroevolutivas de la década de 1970, varios de los criterios propuestos por Mayr para distinguir entre mecanismos próximos y últimos ya no parecen sostenerse o, al menos, su operatividad para distinguir entre mecanismos cada uno de los tipos de mecanismos resulta restringida. En la sección siguiente propondremos nuevos criterios para distinguir entre mecanismos próximos y últimos, los cuales contemplan más claramente la perspectiva jerárquica de la evolución y el desarrollo, y con los cuales analizaremos posteriormente la integración de causas próximas y últimas en evo-devo.

IV.6. Una propuesta alternativa para distinguir entre mecanismos próximos y últimos considerando un enfoque jerárquico de la evolución

Como adelantamos, al menos algunos de los criterios para distinguir entre mecanismos próximos y últimos que hemos considerado hasta aquí ya no parecen sostenerse a partir de las propuestas macroevolutivas que implican un abordaje jerárquico de los procesos evolutivos. En primer lugar, con respecto a los niveles de organización correspondientes a cada tipo de mecanismo, ya no habría una correspondencia como la planteada en la distinción próximo-último: si bien los mecanismos de desarrollo y funcionamiento incorporados en las propuestas macroevolutivas corresponden al ámbito infra-organísmico, los mecanismos evolutivos actuarían de manera jerárquica, esto es, en varios niveles de organización (incluyendo también a los niveles infra-organísmicos). En segundo lugar, en consonancia con esta asignación de entidades y procesos, el criterio temporal de la distinción próximo-último tampoco parece sostenerse, dado que la selección en cada nivel jerárquico tendría, como mencionamos, características temporales propias. Por último, con respecto a los tipos de explicaciones, los mecanismos del desarrollo (tales como aquellos involucrados en las heterocronías), los cuales eran considerados como próximos por Mayr, pasan a ocupar un lugar fundamental en las explicaciones evolutivas (últimas). En conclusión, las propuestas macroevolutivas llevan a cuestionar los criterios que hemos intentado utilizar para distinguir causas próximas de últimas, los cuales se basaron principalmente en la noción de Mayr. Por lo tanto, esta ampliación de la teoría evolutiva a partir de la incorporación de procesos de desarrollo y de un enfoque jerárquico de la evolución nos lleva a reformular los criterios utilizados para distinguir entre mecanismos próximos y últimos.

En este sentido, una distinción que sí parece sostenerse en las propuestas macroevolutivas es aquella entre mecanismos de cambio evolutivo y mecanismos que generan variabilidad biológica. Folguera y Lavagnino (2015, en evaluación) proponen un análisis de las causas próximas y últimas a través del estudio de tales mecanismos, dado que, como vimos, los mecanismos evolutivos constituyen causas últimas, mientras que los mecanismos que generan variabilidad constituirían un tipo de causa próxima. Esta

propuesta, la cual presentaremos a continuación y utilizaremos luego para el análisis de la integración de causas próximas y últimas en evo-devo, incorpora varias de las características propias de los mecanismos evolutivos que hemos enumerado, presentes tanto en la TSE como en los abordajes macroevolutivos.

Según la propuesta de Folguera y Lavagnino, el elemento clave para distinguir un mecanismo evolutivo es que, como consecuencia de su acción, se origina un hecho evolutivo. A su vez, se reconocen tres requerimientos para que un fenómeno sea considerado un hecho evolutivo (los cuales no se comprometen con que estos hechos ocurran en un nivel de organización determinado, dado que esta propuesta ha sido desarrollada a partir del reconocimiento de la necesidad de contemplar un enfoque jerárquico de la evolución). En primer lugar, el requisito denominado 'número mínimo' establece que debe haber al menos dos variantes biológicas (cuya naturaleza dependerá del nivel de organización considerado), cada una de ellas con más de un representante, en el nivel de organización correspondiente. Este requerimiento de que las variantes presenten varios representantes se encuentra inspirado en la principal característica propia de la mutación cuando ésta actúa como un mecanismo evolutivo, esto es, su recurrencia. Desde la TSE, se ha considerado que cuando la mutación origina variantes únicas actúa como un mecanismo que origina variabilidad, y que no genera cambios en las frecuencias relativas de las variantes, por lo cual no se considera un mecanismo evolutivo (situación representada en la Figura IV.1). Por el contrario, cuando la mutación actúa de manera recurrente en una población (y en frecuencia alta), puede originar cambios apreciables en la proporción de variantes, actuando entonces como un mecanismo evolutivo. En esas condiciones, la mutación origina un número apreciable de variantes, y esa es la característica que se recupera en el requerimiento de número mínimo.

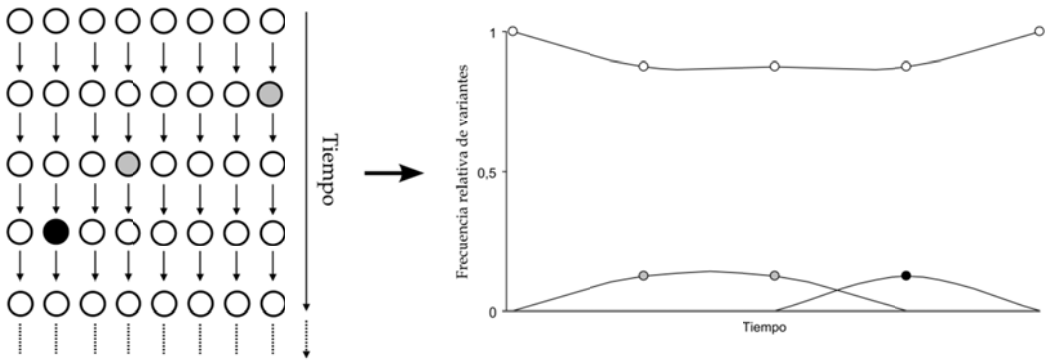

Figura IV.1. Reproducción de la Figura 1 de Folguera y Lavagnino (2015, en evaluación). A la izquierda se representa la situación en la cual la mutación actúa generando variantes únicas a lo largo de las generaciones, esto es, como un mecanismo que origina variabilidad (los círculos de diferentes colores representan distintas variantes biológicas). A la derecha se muestra que en esta situación las frecuencias de las distintas variantes no se modifican de manera importante y consistente a lo largo del tiempo, por lo cual la mutación no estaría actuando en este caso como un mecanismo evolutivo.

En segundo lugar, las variantes biológicas involucradas en un hecho evolutivo deben presentar algún tipo de repetibilidad entre generaciones, ya sea mediante mecanismos de herencia (genética o epigenética) o de alguna forma de recurrencia (como sucede en el caso de los cambios no heredables generados mediante inducción ambiental en cada generación). Tal repetibilidad es, como ya hemos desarrollado en la sección IV.4, un requisito para que pueda haber cambios en las frecuencias relativas de variantes a lo largo del tiempo, esto es, cambio evolutivo, como se representa en la Figura IV.2.

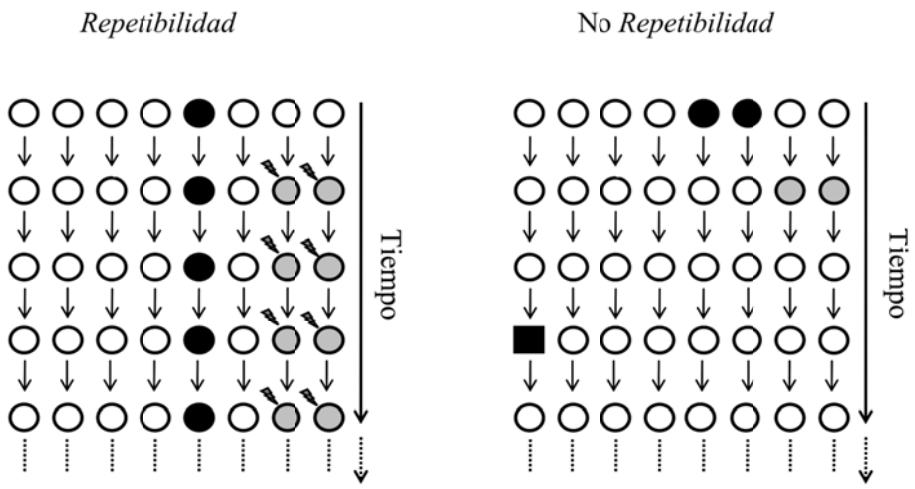

Figura IV.2. Reproducción de la Figura 2 de Folguera y Lavagnino (2015, en evaluación). A la izquierda se muestra que, al haber repetibilidad de las variantes biológicas entre generaciones, pueden producirse cambios apreciables en las frecuencias relativas de las mismas a lo largo del tiempo. Por el contrario, cuando las variantes biológicas no presentan repetibilidad entre generaciones (esquema de la derecha), éstas se pierden de una generación a la siguiente, por lo cual no se producen cambios apreciables en sus frecuencias relativas a lo largo del tiempo.

La tercera y última característica propia de los hechos evolutivos es que, debido a la acción de un mecanismo evolutivo, existe una probabilidad diferencial de que las entidades sujetas al mismo presenten una u otra variante. Más específicamente, la probabilidad de que ocurra un cambio determinado a partir de la acción del mecanismo evolutivo debe ser mayor que la de que ocurra el cambio inverso, como se muestra en la Figura IV.3[125]. Si bien los autores denominan 'sesgo' a esta última característica, dada la polisemia y generalidad de este término, nos referiremos a este requerimiento como 'probabilidad diferencial' de cambio entre variantes.

[125] El requerimiento de "sesgo" apunta a evitar situaciones de equilibrio dinámico en las cuales se producen cambios entre dos estados (variantes) con igual probabilidad, por lo cual no se generaría en ese caso un cambio neto en la proporción relativa de las diferentes variantes.

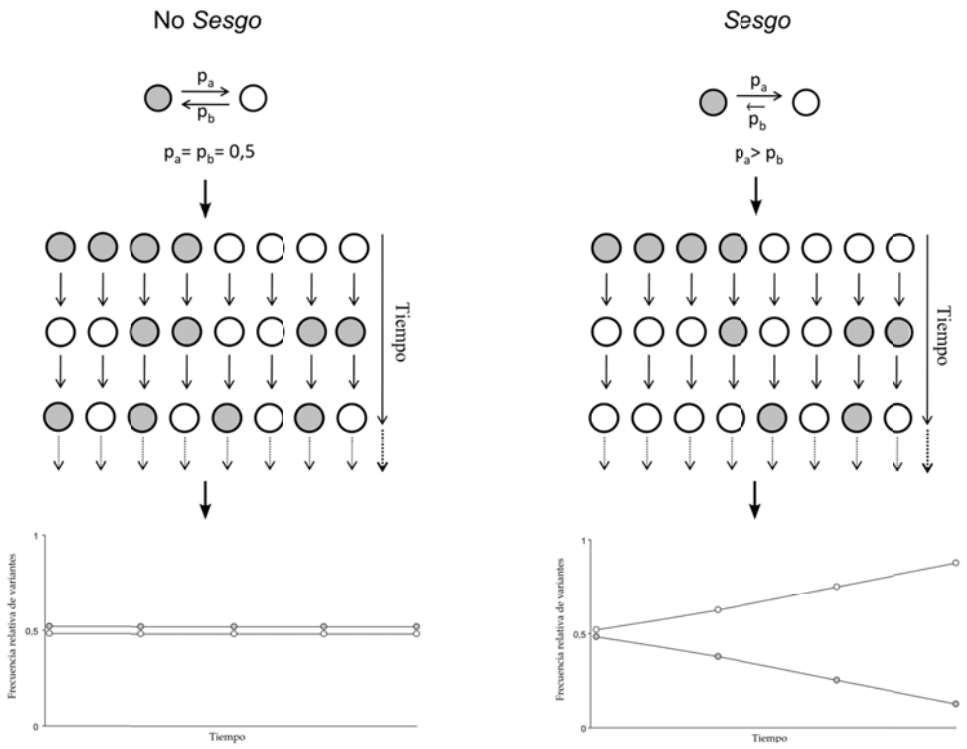

Figura IV3. Reproducción de la Figura 3 de Folguera y Lavagnino (2015, en evaluación). El esquema de la derecha representa el cambio en frecuencias relativas de las variantes a lo largo del tiempo cuando ocurre un mecanismo que genera sesgos, esto es, cuando la probabilidad de un cambio de variante es mayor que la del cambio inverso. A la izquierda se representa la situación en la cual la probabilidad de ambos cambios es igual, es decir, el mecanismo no genera sesgos, por lo cual las frecuencias relativas de las variantes no cambian a lo largo del tiempo. P_a: probabilidad del cambio indicado (gris a blanco). P_b: probabilidad del cambio inverso (de blanco a gris).

Así, para que un mecanismo sea considerado como un mecanismo evolutivo, los tres requisitos deben cumplirse simultáneamente. Por el contrario, si bien los mecanismos que originan nuevas variantes pueden presentar alguna de estas tres características en algún caso, no presentarían los tres requisitos simultáneamente. Por ejemplo, como mencionamos, las mutaciones pueden cumplir con el requisito de repetibilidad, pero no suelen cumplir con el de número mínimo, por lo cual no suelen ser consideradas como mecanismos evolutivos.

Entonces, en la sección siguiente, utilizaremos estos requerimientos para analizar si algunos de los mecanismos propios de los diferentes programas de evo-devo constituyen mecanismos evolutivos o mecanismos que originan variabilidad *de novo*. En particular, una forma de integración posible entre causas próximas y últimas en evo-devo podría ser que alguno/s de los mecanismos propuestos actúen tanto como mecanismos de cambio

evolutivo y como mecanismos que originan variabilidad. Nos centraremos por lo tanto en analizar si tales mecanismos pueden cumplir ambos roles simultáneamente.

IV.7. Las propuestas de la evo-devo: mecanismos evolutivos y mecanismos que originan variabilidad

IV.7.1. La genética evolutiva del desarrollo y el enfoque genético de las innovaciones

Como ya hemos desarrollado en capítulos anteriores, los mecanismos estudiados en este campo son principalmente aquellos mecanismos genético-moleculares que participan en la regulación del desarrollo, y que estarían involucrados en la evolución de los planes corporales y las innovaciones[126]. Estos mecanismos generarían variabilidad *de novo*, específicamente nuevas variantes morfológicas originados a partir de cambios genético-moleculares (Carroll *et al.*2005, Pick y Heffer 2012, entre otros). A su vez, encontramos que prácticamente no hay referencias en estos trabajos a los mecanismos evolutivos que modificarían tal variabilidad. Solamente pueden encontrarse algunas menciones en las cuales se asume generalmente que la selección natural sería el mecanismo evolutivo involucrado en estos procesos. Por ejemplo, en uno de los trabajos acerca del caso que ya hemos presentado en el Capítulo II, el estudio del origen del plan corporal hexápodo de los insectos, se concluye:

> "En base a estos resultados, proponemos que en algunos crustáceos/ancestros de insectos quedó al descubierto la función de represión de extremidades de las proteínas *Ubx* debido a la mutación de sitios de fosforilación *Ser/Thr* en C-terminal.

[126] Pick y Heffer (2012) han propuesto una clasificación de tales mecanismos para los genes *Hox:* cambios en la expresión de los propios genes *Hox* (por ejemplo, en la secuencia regulatorio en *cis* de los genes *Hox*); cambios en la regulación de genes blanco de los genes *Hox* (por ejemplo, en la secuencia regulatoria en *cis* de los genes blanco de los genes *Hox*); cambios en la secuencia que codifica para proteínas *Hox*, como consecuencia de las cuales éstos adquieren una nueva función regulatorio (por ejemplo, la activación de la expresión de genes que no regulaban previamente); y cambios en la regulación post-transcripcional de los propios genes *Hox* (por ejemplo, al modificarse regiones no codificantes de los genes *Hox* involucradas en las modificaciones post-transcripcionales de los mismos, de forma tal que el cambio afecta la traducción y la cantidad de proteínas *Hox* obtenida). En última instancia, todos estos cambios surgen de alguna mutación, ya sea en regiones regulatorias o codificantes de los genes *Hox* o de sus genes blanco, es decir, cambios genético-moleculares.

> (…) Según nuestro conocimiento, esta es la primera evidencia experimental que vincula alteraciones de secuencias de proteínas específicas naturalmente seleccionadas con grandes transiciones morfológicas en la evolución. Hay al menos dos razones principales por las cuales la mutación de múltiples residuos *Ser/Thr* que inhiben una función represora podría ser ventajosa desde el punto de vista evolutivo. En primer lugar, la mutación de los residuos generaría fenotipos dominantes, eliminando la necesidad de fijación de dos mutaciones recesivas en un linaje que evoluciona. En segundo lugar, la remoción sucesiva de residuos *Ser/Thr* podría influir cuantitativamente en la función represora y en la morfología, permitiendo pasos microevolutivos 'viables' hacia 'monstruos esperanzados' con alteraciones macroevolutivas en la forma corporal" (Ronshaugen *et al.*2002, p. 4)[127].

A su vez, a partir de los requisitos que hemos propuesto para la consideración de un mecanismo como propiamente evolutivo, surge que los mecanismos estudiados desde este programa de investigación no podrían actuar como tales dado que no pareciera cumplirse el requisito de número mínimo. Esto se debe a que los cambios involucrados en las innovaciones suelen ser cambios 'raros', cuya probabilidad de ocurrencia es baja, por lo cual resulta poco factible que éstos ocurran en más de un organismo[128]. Se trata más bien de eventos probablemente únicos, o, al menos, con una probabilidad muy baja de ocurrencia. Resulta entonces plausible suponer, como se hace generalmente en este programa, que la selección natural 'amplifica' posteriormente las nuevas variantes en los grupos de

[127] "On the basis of these results, we propose that Ubx proteins in some crustacean/insect ancestors uncovered a limb-repression function by the mutation of C-terminal Ser/Thr phosphorylation sites. (..) To our knowledge, this is the first experimental evidence that links naturally selected alterations of a specific protein sequence to a major morphological transition in evolution. There are at least two major reasons why the mutation of mutiple Ser/Thr residues that inhibit a repression function might be advantageous from an evolutionary aspect. First, mutating the residues would give dominant phenotypes, eliminating the need to fix two recessive mutations in a morphologically evolving lineage. Second, the successive removal of Ser/Thr residues might quantitatively influence repression function and morphology, allowing viable microevolutionary steps toward 'hopeful monsters' with macroevolutionary alterations in body shape". (Ronshaugen *et al.*2002, p. 4)

[128] La gran conservación, en términos evolutivos, que se observa en los genes *Hox (*y otros genes con funciones básicas y vitales durante el desarrollo) podría constituir también un indicio de la baja probabilidad de ocurrencia de modificaciones que generen grandes cambios tales como las innovaciones estudiadas en gran parte de los trabajos de la genética evolutiva del desarrollo. La idea de que las innovaciones son eventos poco frecuentes también se vincula con la concepción histórica de la macroevolución (como hemos mencionado en la sección III.3).

organismos, y que los mecanismos genético-moleculares involucrados actuarían solamente como mecanismos que originan nuevas variantes.

IV.7.2. La morfología y embriología comparadas y el estudio de las restricciones

Analizaremos uno de los principales mecanismos estudiados en este campo, el de las restricciones del desarrollo (*developmental constraints*). Como adelantamos, diversos autores (en particular, desde la evo-devo) han destacado el rol 'positivo' de las restricciones del desarrollo en el direccionamiento de los procesos evolutivos (Arthur 2001 y 2002, Gould 2002). En este sentido, se han planteado incluso nuevos términos para referir específicamente a ese aspecto positivo de las restricciones. Arthur (2002) ha propuesto: utilizar la denominación de 'sesgos del desarrollo' (*developmental bias*) para hacer referencia tanto a los efectos negativos como positivos de las restricciones; circunscribir el uso de "restricciones" para referir a las limitaciones; y utilizar el término "direccionamientos" del desarrollo (*drives*) para referir a los 'efectos positivos' de las restricciones. Además, tanto desde la evo-devo como desde las propuestas macroevolutivas anteriores, se ha destacado que las restricciones son importantes en la evolución debido a que influyen en la oferta de variantes sobre las que podría actuar la selección, contribuyendo así a dar dirección a los procesos evolutivos. En este sentido, se ha resaltado la necesidad de evaluar la importancia relativa de las restricciones y la selección natural en la generación de dichos direccionamientos, aunque distinguir entre los efectos de cada uno de esos mecanismos en casos particulares no ha resultado sencillo, y ha suscitado discusiones (Maynard Smith *et al.* 1985, Arthur 2000 y 2003, Beldade y Brakefield 2003). Sin embargo, nos interesa resaltar aquí que estas propuestas no han sido suficientemente claras respecto del rol específico de las restricciones en relación con la variabilidad, es decir, respecto de si éstas funcionarían como mecanismos que originan variabilidad y/o como mecanismos evolutivos. Veamos entonces qué podemos decir al respecto a partir del análisis de los requisitos que deberían cumplir las restricciones para ser consideradas como mecanismos evolutivos.

Utilizaremos para ello un caso de restricción del desarrollo referente al número impar de segmentos con patas presente en todas las especies del orden *Geophilomorpha*

(ciempiés). El número de tales segmentos en este orden presenta una gran variación dentro y entre especies, pero exhibiendo siempre un número impar, es decir que habría una restricción absoluta para el desarrollo de un número par de segmentos corporales (Arthur 2002). A partir del estudio del desarrollo ontogenético de estos organismos se encontró un mecanismo (basado en la dinámica de segmentación corporal durante el desarrollo) que permite explicar esta constante: después de una primera etapa de expresión de genes de segmentación que determinan la separación de segmentos dobles, se expresan genes de segmentación en bandas intercaladas entre aquellos segmentos y, posteriormente, se produce la unión de un segmento a la zona cefálica (el mecanismo detallado puede encontrarse en Chipman *et al.* (2004)). De esta manera, luego de estos procesos, los organismos sólo pueden presentar un número impar de segmentos (dado que primero se duplica la cantidad inicial de segmentos y luego uno de ellos se integra a otra zona corporal). Además no se conocen tipos de selección que pudieran darse en detrimento de un número par de segmentos corporales con patas en estas especies, por lo cual este caso constituiría uno de los más claros ejemplos de restricciones del desarrollo (Arthur 2002). Así, desde la evo-devo, se explica esta restricción mediante mecanismos de desarrollo propios de este grupo. Veamos entonces qué sucede en este caso con los requisitos que hemos propuesto para distinguir entre mecanismos evolutivos y mecanismos que originan variabilidad *de novo*.

En primer lugar, se cumple aquí con el requisito de número mínimo, dado que hay variabilidad para el número de segmentos corporales (tanto inter-específica como intra-específica), y las variantes se encuentran representadas en muchos organismos. También se cumple el requerimiento de repetibilidad dado que los procesos involucrados en la restricción se repiten en el desarrollo de cada organismo, generación tras generación (involucrando herencia genética). Por último, estos mecanismos implican probabilidad diferencial de que ocurran ciertas variantes (en el caso extremo, la probabilidad de presentar un número par de segmentos con patas es cero). Este requisito pareciera estar garantizado dada la definición de restricción: aun considerando solamente su sentido positivo de "direccionamiento" del desarrollo, tal efecto implica la mayor probabilidad de ocurrencia de alguna/s variante/s respecto de otras. Además, esta probabilidad diferencial de presentación de una u otra variante fenotípica en los organismos tiene un correlato a

nivel macroevolutivo, el cual se evidencia mediante la irreversibilidad de este estado a lo largo de la historia evolutiva de todo el orden de organismos. Dada tal persistencia, la restricción en este orden de organismos parece ser sumamente potente. Así, en este caso, las restricciones parecen cumplir con los tres requisitos para ser consideradas propiamente como mecanismos evolutivos según los criterios que hemos propuesto.

Por otra parte, cabe preguntarse si las restricciones pueden considerarse además como mecanismos que originan variabilidad *de novo*. En este sentido encontramos que, más allá de las afirmaciones de varios autores acerca de la influencia de las restricciones en la producción de variantes biológicas (contribuyendo a dar dirección a los procesos evolutivos), los mecanismos de desarrollo involucrados en las restricciones no parecen producir por sí mismos nuevas variantes. Pareciera, por el contrario, que tales mecanismos sólo permiten que se desarrollen algunas variantes y no otras, y que esa sería la manera en la cual contribuirían a dar dirección a los procesos evolutivos. Así, si bien la idea de que las restricciones producen tal direccionamiento es insistentemente destacada por los autores que han resaltado la importancia de las mimas, no suele aclararse si éstas participan específicamente en la producción de nuevas variantes, ni de qué manera lo harían. Por ejemplo, en el importante 'trabajo consenso' acerca de la heterocronías encabezado por Maynard Smith (Maynard Smith *et al.* 1985), si bien se establece en la definición de las restricciones que éstas constituyen sesgos en la producción de fenotipos, parece vislumbrarse a lo largo del escrito que los mecanismos que generan las restricciones no son los directamente involucrados en generar nuevos fenotipos. En contraposición, encontramos que el efecto de los mecanismos allí tratados consiste en que ciertas variantes se generen más fácilmente que otras. En esta línea, Gould (1989) se refiere más específicamente a las restricciones como 'canales de cambio' impuestos por determinantes históricos y estructurales que se expresan durante el desarrollo ontogenético. Esta idea parece apuntar a que las restricciones tendrían un rol de direccionamiento más que de producción efectiva de variantes nuevas. En este sentido, las restricciones han sido generalmente asociadas a periodos de estasis en la macroevolución, y también a la falta de variabilidad en algún carácter (Maynard Smith *et al.* 1985, Arthur 2000), lo cual dificulta su consideración como un mecanismo que genere nuevas variantes. En conclusión, encontramos que las restricciones actuarían como mecanismos evolutivos y que, si bien

contribuirían a dar dirección a los procesos evolutivos limitando ciertos caminos y permitiendo/favoreciendo otros, no actuarían como mecanismos que originan variabilidad *de novo*.

IV.7.3. Los mecanismos epigenéticos y el origen de nuevos fenotipos

En función de lo descripto acerca de la epigenética en los capítulos anteriores, consideraremos aquí una noción amplia de mecanismos epigenéticos como aquellos mecanismos regulatorios que pueden generar cambios inducibles y persistentes en el desarrollo (Jablonka y Lamb 2010). A nuestros fines, analizaremos, en primer lugar, si estos mecanismos pueden considerarse propiamente como mecanismos evolutivos. Para ello, nos centraremos en el análisis de un caso que hemos descrito oportunamente en el Capítulo III: los mecanismos epigenéticos involucrados en el fenómeno de cuidado parental y sus efectos en ratas (sección III.5). En primer lugar, encontramos que en este caso se cumpliría el requisito de número mínimo dado que existe variabilidad en el grado de cuidado parental ejercido y en los comportamientos inducidos en función de ello en las crías, y que tales variantes son presentadas por muchos organismos en los grupos estudiados (Zhang *et al.*2006, Zhang y Meaney 2010). En segundo lugar, encontramos en este caso repetibilidad en la presentación de las variantes a través de las generaciones, dado que se trata de un caso de herencia epigenética: los cambios, tanto en el grado de metilación del ADN como fisiológicos y comportamentales generados en las crías son transmitidos entre generaciones debido a la repetición del grado de cuidado parental recibido durante los primeros días de vida (Zhang *et al.* 2006). También podría haber repetibilidad de las variantes entre generaciones mediante recurrencia, esto es, que determinada variante de grado de cuidado parental se repitiera en generaciones sucesivas debido a que las condiciones ambientales se mantuvieran e indujeran la expresión de las variantes correspondientes en cada generación. En tercer lugar, encontramos en este caso una probabilidad diferencial de producción de una u otra variante en función de diferentes condiciones ambientales (asociadas a diferentes grados de cuidado parental recibido). Por ejemplo, como hemos desarrollado en el capítulo anterior, en situaciones de estrés ambiental, la probabilidad de recibir menor cuidado parental será mayor que la de recibir

un alto grado de cuidado, siendo entonces mayor la proporción de crías que presentarán los cambios epigenéticos y fenotípicos (fisiológicos y comportamentales) correspondientes (respuesta aumentada al estrés, menor grado de cuidado parental ejercido al llegar a la adultez, etc.). En conclusión, los mecanismos epigenéticos presentarían los tres requerimientos para ser considerados como mecanismos evolutivos.

Por otra parte, nos preguntamos si los mecanismos epigenéticos pueden ser considerados también como mecanismos que originan variabilidad *de novo*. En primer lugar, queda claro que los mecanismos epigenéticos originan variantes de diversa naturaleza en los organismos y niveles inferiores (variantes de comportamientos, de estructuras celulares, de proteínas, de genes metilados/silenciados, las cuales enumeramos en la sección II.3.1.2 de la Tesis). Sin embargo, encontramos que el rol de los mecanismos epigenéticos en el origen de nuevas variantes (en sentido evolutivo) no ha sido tan estudiado ni discutido desde esta perspectiva, la cual se ha centrado en la herencia de los cambios epigenéticos (Jablonka y Lamb 2005, Jablonka y Raz 2009). A pesar de ello, sí se han propuesto algunos roles de los mecanismos epigenéticos en la generación de nuevos fenotipos, específicamente, al considerar su interacción con los genes. Por ejemplo:

> "Lo que es claro a partir de todo esto es que los cambios epigenéticos, ya sean causados por factores ambientales o genéticos, o por 'ruido' al azar en el sistema, pueden revelar variación genética oculta que produce nuevos fenotipos. En circunstancias normales, mucha de la diferencia genética entre individuos se encuentra 'enmascarada' porque la selección pasada ha hecho a las redes de interacciones que subyacen al desarrollo indiferentes a cambios menores. Por lo tanto las mutaciones se acumulan en la población, pero la mayor parte del tiempo ejercen poco daño o beneficio. (…) Sin embargo, la capacidad de amortiguación de los sistemas de desarrollo no es ilimitada y una vez que es excedida, las diferencias genéticas entre individuos se vuelven evidentes" (Jablonka y Lamb 2005, p. 273)[129]

[129] "What is clear from all this is that epigenetic changes, whether caused by environmental or genetic factors, or by random noise in the system, can reveal hidden genetic variation that produces new phenotypes. In normal circumstances, a lot of the genetic differences between individuals are masked, because past selection has made the networks of interactions underlying development indifferent to minor changes. Mutations therefore accumulate in the population, but most of the time do little harm or good. (…). The buffering

Así, desde esta perspectiva, se considera que la evolución a corto plazo no depende del surgimiento de nuevas mutaciones sino de los cambios epigenéticos que puedan 'dejar en evidencia' (dado su rol regulatorio de la expresión génica) variantes genéticas que previamente no tenían efectos fenotípicos (Jablonka y Lamb 2005)[130]. Los mecanismos epigenéticos estarían interviniendo entonces en la generación de nuevos fenotipos mediante la regulación de la expresión génica. Además, como mencionamos en capítulos anteriores, los mecanismos epigenéticos tendrían un rol fundamental en los procesos de especiación en los cuales entran en contacto diferentes genomas (como en los procesos de hibridización o simbiogénesis) y en el establecimiento de barreras de aislamiento post-cigótico. Así, los mecanismos epigenéticos parecieran actuar, de alguna manera, como mecanismos que contribuyen a originar variabilidad biológica en varios niveles de organización. Sin embargo, es desde la perspectiva de la eco-evo-devo que se ha destacado el rol de los mecanismos epigenéticos, en conjunto con la inducción ambiental, en el origen de nuevas variantes. En este punto ambas propuestas presentan elementos en común, por lo cual pasaremos a desarrollar el análisis de los mecanismos propuestos desde la eco-evo-devo.

IV.7.4. La eco-evo-devo: la inducción ambiental y su doble rol

Para el análisis de este programa de investigación nos centraremos en uno de los mecanismos fundamentales abordados: la inducción ambiental. Como adelantamos en el Capítulo III, en los procesos de inducción ambiental (que consideran además la capacidad de respuesta de los sistemas de desarrollo y la plasticidad fenotípica) el ambiente adquiere

---

capacity of the developmental system is not unlimited, however, and once it is exceeded, genetic differences between individuals become apparent." (Jablonka y Lamb 2005, p. 273)

[130] Un conocido ejemplo de ello es el de la chaperona (enzima que colabora a que las cadenas polipeptídicas adquieran su correspondiente conformación espacial) *Hsp90* en *Drosophila melanogaster* y otros organismos. En diferentes condiciones de estrés, si la actividad o cantidad de esta proteína se encuentra disminuida, se observa una gran cantidad de anomalías fenotípicas, las cuales se deberían a la expresión de variantes genéticas cuyo producto polipeptídico era, en condiciones normales, 'corregido' por esa chaperona.

el rol de generar nuevas variantes[131]. En este sentido, se ha propuesto que la inducción ambiental habría sido un factor iniciador de novedades evolutivas tales como el polifenismo estacional en varias especies de mariposas, entre otros (West-Eberhard 2003, Badyaev y Oh 2008). Además, a partir del análisis que hemos propuesto, podemos también concluir que la inducción ambiental puede actuar como un mecanismo de origen de variabilidad *de novo*, dado que en diversas situaciones este mecanismo podría actuar y no generar un hecho evolutivo. Por ejemplo, la inducción de una disrupción en el desarrollo causada por la exposición a alguna sustancia podría generar un cambio fenotípico único en un organismo (o bien, un cambio no heredable), con lo cual no se cumpliría el requisito de número mínimo.

Por otra parte, cabe preguntarnos si la inducción ambiental podría funcionar también como un mecanismo evolutivo. Comencemos por mencionar que este rol no ha sido el más destacado en la bibliografía especializada dado que se ha considerado mayormente su rol en la regulación de la expresión de variantes, y su interacción con la acomodación genética y la selección natural (tal como en el modelo propuesto por West-Eberhard que hemos presentado en la sección II.3.3). Sin embargo analizaremos si, en base a los tres requisitos que hemos propuesto, la inducción ambiental podría actuar también como un mecanismo evolutivo. En primer lugar, como hemos visto en el Capítulo II, la inducción ambiental puede generar diversas variantes en un gran número de organismos (tal como sucede, por ejemplo, en el caso de los polifenismos estacionales como el del gusano del tabaco ya descrito en la sección II.3.3), cumpliendo así con el requisito de número mínimo. En segundo lugar, las variantes generadas por inducción ambiental pueden presentar repetibilidad, ya sea debido a la recurrencia del factor ambiental inductor, como a través de algún tipo de herencia (por ejemplo, mediante algún sistema de herencia epigenética como ocurre en el caso del cuidado parental que analizamos en la sección anterior). Por último, el mecanismo de inducción ambiental presenta probabilidad diferencial de generar una variante determinada dadas ciertas condiciones ambientales (por ejemplo, en el caso del gusano del tabaco, es mayor la probabilidad de que ocurra el

[131] Si bien la discusión que hemos realizado en los capítulos anteriores (en particular, de la propuesta de West-Eberhard) consideraba otros mecanismos actuando junto con la inducción ambiental (selección natural, acomodación genética, entre otros), procuraremos analizar aquí las características de ese mecanismo en forma separada de otros con los cuales se lo ha vinculado en esos modelos.

fenotipo oscuro que el claro si las larvas son expuestas a temperaturas invernales, y tales probabilidades se invierten a mayores temperaturas). Así, el mecanismo de inducción ambiental podría cumplir simultáneamente con los tres requisitos propuestos para ser considerado también como un mecanismo evolutivo.

IV.8. Recapitulación y conclusiones

Recapitulando el recorrido realizado en este capítulo, una primera conclusión que cabe destacar refiere a la propia distinción entre causas próximas y últimas propuesta por Mayr y los elementos que desarrollamos en la sección IV.2. En este sentido encontramos que, a partir de las propuestas macroevolutivas de enfoque jerárquico de la evolución y la reivindicación de la importancia de los procesos ontogenéticos en su estudio, varios elementos de la distinción propuesta por Mayr parecen dejar de ser operativos para distinguir causas próximas de últimas, como desarrollamos en la sección IV.6. A partir de esa observación, nos centramos en otra distinción planteada en el marco de la TSE que sí pareciera sostenerse, aun considerando los cambios introducidos hacia la década de 1970: la distinción entre mecanismos que originan variabilidad *de novo* y mecanismos evolutivos. Optamos entonces por un análisis basado en las características fundamentales de estos mecanismos para analizar la integración de causas próximas y últimas en la evo-devo. Más específicamente, una forma en la cual podría lograrse tal integración es mediante la propuesta de mecanismos que pudieran asumir ambos roles (originar variabilidad *de novo* y modificar tal variabilidad). En la Tabla IV.2 resumimos los resultados obtenidos respecto de las características de los mecanismos propios de diferentes programas de investigación de evo-devo que hemos analizado.

Tipo de mecanismo **Programa de investigación**	**Evolutivo**	**Origina variabilidad *de novo***
Genética evolutiva del desarrollo	No	Sí
Morfología y embriología comparadas (restricciones)	Sí	No
Epigenética	Sí	Sí
Eco-evo-devo (inducción ambiental)	Sí	Sí

Tabla IV.2. Resumen de los resultados obtenidos acerca de los tipos de mecanismos (mecanismos que originan variabilidad *de novo* o mecanismos evolutivos) presentes en los diferentes programas de investigación de la evo-devo analizados.

A partir de este análisis, encontramos que en los diferentes programas de investigación de evo-devo se incorporan tanto mecanismos evolutivos como mecanismos que originan variabilidad *de novo* diferentes a los tradicionalmente considerados desde el marco de la TSE. En particular, encontramos que algunos de esos mecanismos pueden cumplir con ambos roles, lo cual implicaría una mayor integración de causas próximas y últimas. Específicamente, los mecanismos que pueden presentar ambas funciones son aquellos que involucran inducción ambiental, los cuales son estudiados en los programas de investigación de la epigenética y, principalmente, en la eco-evo-devo. Estos programas serían entonces los que más habrían avanzado hacia la integración de causas próximas y últimas en términos de los nuevos mecanismos propuestos.

Cabe mencionar además que los programas de la epigenética y la eco-evo-devo parecen ser también los que más han cuestionado algunos de los principales supuestos de la TSE. Principalmente, desde estos enfoques se ha criticado la subestimación del ambiente y de los mecanismos del desarrollo como generadores de nuevas variantes evolutivamente relevantes en ese marco teórico. Además, estos programas de investigación también cuestionan la concepción clásica de la herencia como herencia genética exclusivamente, destacando la posibilidad de transmisión transgeneracional de otro tipo de cambios que ocurren en otros niveles de organización, durante la vida de los organismos. Como hemos mencionado en la sección IV.3, estos dos supuestos de la TSE se vinculan a su vez con la distinción 'clásica' de causas próximas y últimas en base a los niveles de organización y

escalas temporales involucrados en cada una de ellas. En primer lugar, si los cambios (no genéticos) que sufren los vivientes individuales no son heredables, entonces no pueden formar parte de procesos transgeneracionales y tener implicancias en escala de tiempo evolutivo. Además, en relación con los niveles involucrados, si aquellos cambios no pueden transmitirse entre generaciones, tampoco podrían formar parte de los procesos poblacionales, quedando restringidos a los organismos individuales. En la epigenética y la eco-evo-devo se cuestionan ambos supuestos, planteándose así, en cierto sentido, un enfoque transformacional más que variacional del cambio evolutivo, particularmente al considerar los cambios generados a partir de la acción de la inducción ambiental (junto con la plasticidad fenotípica) y la herencia epigenética. Como hemos desarrollado, la inducción ambiental puede funcionar originando variantes y también como un mecanismo evolutivo. Esto significa que ese mecanismo puede inducir cambios en los organismos (y niveles inferiores) y, al mismo tiempo, generar cambios en las frecuencias de esas variantes en las poblaciones. Así, estos cambios poblacionales pueden surgir de la modificación en paralelo de cada organismo (esto es, cambio de tipo transformacional), y no consisten solamente en el cambio de frecuencias de variantes ya existentes en las poblaciones. Esta concepción transformacional del cambio evolutivo plantea entonces una continuidad entre niveles de organización que eran separados en la distinción próximo-último en términos de Mayr: los cambios que ocurren en niveles infra-organísmicos pueden ser, al mismo tiempo, cambios poblacionales. A su vez, esta concepción de cambio transformacional surge a partir de considerar que los procesos del desarrollo son relevantes en las explicaciones evolutivas, y que no sólo los cambios genéticos pueden ser heredables. Así, estos programas de investigación avanzan en la integración de causas próximas y últimas al considerar nuevos mecanismos que pueden originar variabilidad y constituir también mecanismos evolutivos Al mismo tiempo, se plantea así la integración entre los cambios que ocurren en diferentes niveles de organización, y que surgen de diferentes tipos de procesos, los cuales eran separados en el contexto de la distinción próximo-último planteada en términos de Mayr.

A su vez, en el caso de la morfología y embriología comparadas, encontramos que también pareciera plantearse cierta continuidad entre los cambios que ocurren a los organismos en el desarrollo y los procesos macroevolutivos. En particular, las restricciones propias de los sistemas de desarrollo (aunque no parecen generar variabilidad *de novo*)

tienen implicancias directas en la macroevolución: específicamente, la persistencia de ciertas características del plan corporal en grandes grupos de organismos, a lo largo de una gran extensión temporal, se explica a partir de la repetición de los mismos mecanismos del desarrollo en todos los organismos, generación tras generación. Retomaremos esta continuidad planteada entre los mecanismos del desarrollo y los fenómenos macroevolutivos en el próximo capítulo. Basta aquí señalar que, aun cuando las restricciones estudiadas en el programa de la embriología y morfología comparadas no parecen presentar un doble rol como mecanismos que originan variabilidad de *novo* y como mecanismos evolutivos, se vislumbra cierta continuidad entre los mecanismos del desarrollo y los fenómenos macroevolutivos implicados.

Por otra parte, un panorama diferente surge en el caso de la genética evolutiva del desarrollo, en el cual parece presentarse una visión del cambio evolutivo similar a aquella de la TSE, dado que los cambios genético-moleculares que originan novedades evolutivas serían amplificados posteriormente por la selección natural. Se mantiene así el esquema de mecanismos genético-moleculares actuando como originadores de variabilidad y la selección natural como principal mecanismo evolutivo.

En conclusión, encontramos a partir del análisis realizado diferencias en la integración de causas próximas y últimas en los distintos programas de investigación de evo-devo, y novedades referentes a los mecanismos próximos y últimos en algunos programas. Hallamos que, mientras que algunos de esos programas parecen guardar varias similitudes con el enfoque de la TSE respecto de los mecanismos involucrados en el cambio evolutivo (en particular, la genética evolutiva del desarrollo), otros parecen presentar novedades importantes en este sentido. Particularmente, los programas de la epigenética y la eco-evo-devo cuestionan algunos de los supuestos fundamentales de la TSE e incorporan mecanismos que pueden tener un doble rol, esto es, pueden actuar como mecanismos próximos que originan variabilidad biológica y también como mecanismos evolutivos, que modifican esa variabilidad. En este sentido, estos programas parecen ser los que más han avanzado en la integración de causas próximas y últimas en evo-devo, integrando procesos que eran separados en la distinción próximo-último planteada por Mayr. Al mismo tiempo, este análisis, nos permite vislumbrar de qué manera se ha

avanzado también en la integración entre la biología del desarrollo y la evolución en los diferentes programas de investigación de evo-devo.

Por último, el recorrido realizado en este capítulo, muestra que el análisis de un tipo de ítem epistémico particular (esto es, los mecanismos abordados en estas propuestas) nos permitió explorar de qué forma se propone la integración entre diferentes campos de estudio en la evo-devo. En este sentido, varios de los mecanismos que hemos indagado parecen actuar como puentes que interconectan diferentes campos: la inducción ambiental, con su doble rol, contribuye a integrar el estudio de causas próximas y últimas en la epigenética y la eco-evo-devo, y las restricciones parecen también integrar, de alguna manera, el estudio de los procesos del desarrollo y de los evolutivos en el programa de la morfología y embriología comparadas. En el capítulo siguiente continuaremos profundizando en la integración de diferentes campos de estudio en la evo-devo mediante la exploración de otro tópico: la temporalidad propia de los procesos de desarrollo y evolutivos, y su integración en la evo-devo.

Capítulo V. Tiempos evolutivos y tiempos ontogenéticos. Su integración en evo-devo

V.1. Tiempo y vida: la temporalidad de los procesos biológicos

Conforme avanzó la Modernidad, el tiempo fue haciéndose fuertemente presente en las concepciones acerca de lo vivo (Jacob 1999, [1970]). Por una parte, comenzó a reconocerse un tiempo cósmico y una historia de la Tierra, más allá de lo afirmado desde las lecturas literales de la Biblia. Por otra parte, el tiempo también fue cobrando un rol fundamental en relación con la propia historia de los seres vivos. La creciente aceptación de una mayor edad de la Tierra, brindó un marco temporal más extenso en el cual pensar cómo se habrían originado las diferentes formas de vida y de qué manera la vida se ha modificado a través de su historia (Coleman 1983). Así, el estudio de lo vivo comenzó a centrarse en una diversidad de procesos biológicos, incorporando fuertemente las ideas de cambio y devenir temporal.

Por otra parte, el tiempo ha sido un tema extensamente abordado desde la filosofía, a través de una enorme diversidad de perspectivas (Ferrater Mora 1994, Markosian 2014). La exposición de estas indagaciones escapa a nuestro objetivo, por lo cual nos limitaremos aquí a presentar algunos elementos que nos permitirán introducir las cuestiones temporales propias de los procesos biológicos que indagaremos en este capítulo de la Tesis. Para ello presentaremos una breve clasificación de las diversas concepciones acerca de la naturaleza del tiempo en la cual se distinguen nociones 'relacionistas' (aquellas que no conciben al tiempo como una realidad en sí misma, sino como una relación o un orden), 'absolutas' (según las cuales el tiempo es una realidad completa por sí misma, independiente de las cosas), y aquellas que conciben al tiempo como una propiedad de las cosas (Ferrater Mora 1994). Un ejemplo de concepción relacionista puede encontrarse en Aristóteles, quien definió al tiempo como "lo relacionado con el movimiento" (Ferrater Mora 1994, p. 3496). El filósofo también consideró al tiempo como "la medida del movimiento según el antes y el después" (Ferrater Mora 1994, p. 3496), introduciendo así una de las características fundamentales del tiempo, fuertemente presente hasta la actualidad, esto es, la noción de que el mismo es numéricamente medible. A su vez, la idea de 'medibilidad' del tiempo se

encuentra también presente en la concepción newtoniana de un tiempo absoluto, el cual fluye uniformemente, sin relación con nada externo (Ferrater Mora 1994). En tercer lugar, el tiempo como propiedad ha sido una concepción menos indagada, la cual referiría al modo en que las cosas existen o persisten (Ferrater Mora 1994). En el presente capítulo nos centraremos en el tiempo como propiedad de los procesos biológicos.

Asimismo, hemos adelantado en el Capítulo II la idea de que en la evo-devo se busca integrar procesos biológicos con características temporales marcadamente diferentes, como ocurre con los procesos del desarrollo ontogenético, los microevolutivos y los macroevolutivos (Olsson y Hall 1999). Aunque las características temporales de tales procesos resultan de sumo interés en este marco integrador, el tema no ha recibido suficiente atención en los análisis acerca de la evo-devo[132]. Por lo tanto, el objetivo del presente capítulo es reconocer y analizar las características relativas a la temporalidad de los procesos estudiados en los diferentes programas de investigación de la evo-devo, y compararlas con aquellas presentes en la biología evolutiva y la biología del desarrollo. Mediante este análisis, pretendemos también profundizar el conocimiento acerca de la propia naturaleza integradora de la evo-devo.

Con este fin, en la sección siguiente (V.2) propondremos una taxonomía basada en cuatro características de los procesos biológicos asociadas a la temporalidad. En la tercera sección, utilizaremos esa taxonomía para analizar las características temporales propias de los procesos evolutivos y del desarrollo ontogenético de los organismos presentes en: el estudio de los cambios microevolutivos que se ha dado en el marco de la TSE (sección V.3.1), el abordaje de los procesos macroevolutivos en las propuestas de la década de 1970 (sección V.3.2), y el estudio de los procesos ontogenéticos desde la perspectiva de la actual biología del desarrollo (sección V.3.3). Luego, en la sección V.4, indagaremos las características temporales de los procesos abordados en los diferentes programas de investigación de la evo-devo. Finalmente, en la sección V.5, compararemos las características temporales presentes en la evo-devo con las propias de la TSE, las propuestas macroevolutivas de la década de 1970 y la biología del desarrollo.

[132] Como excepciones cabe mencionar los trabajos de Cracraft (2005) y Rasskin-Gutman y Esteve-Altava (2009) que tratan tangencialmente este tema.

Finalizaremos esa sección con conclusiones acerca de las implicaciones de los resultados obtenidos respecto de la integración de diferentes campos de estudio en evo-devo.

V.2. Taxonomía de características asociadas a la temporalidad de los procesos biológicos

A los fines del análisis que efectuaremos en el presente capítulo, entenderemos por proceso a una sucesión de estados de un sistema biológico a la cual subyace algún mecanismo. Tal como adelantamos en la sección anterior, en función de nuestro objetivo de analizar las características temporales propias de diferentes procesos biológicos, elaboramos una taxonomía conformada por cuatro características asociadas a la temporalidad de los procesos: tipo de trayectoria, reversibilidad, tasa de cambio y duración. A continuación caracterizaremos brevemente cada una de estas categorías.

1) Tipo de trayectoria

Esta categoría describe el orden presente en la sucesión de los estados que conforman los procesos. En el presente trabajo distinguimos tres tipos de trayectoria:

a) **Trayectoria lineal**: denominaremos trayectoria lineal a aquella en la cual se sucedan estados diferentes a través del tiempo de manera tal que el proceso presente dirección y sentido. La identificación de la característica o variable del proceso que le confiere tal direccionalidad dependerá de cada proceso en particular. El crecimiento de un organismo es un ejemplo de proceso lineal, al cual el aumento de ciertas variables morfológicas (por ejemplo, alguna medida de tamaño corporal) confiere dirección y sentido.

b) **Trayectoria cíclica o recurrente**: nos referiremos a procesos cíclicos cuando se presente alternancia entre al menos dos estados reiteradamente, de la siguiente manera:

$$E_1\text{-}\ E_2\text{-}E_1\text{-}\ E_2\text{-}E_1\text{-}E_2\ \ldots,$$

donde E_1 y E_2 representan diferentes estados del proceso.

Los ritmos circadianos presentes en los seres vivos (tales como la alternancia entre los estados de sueño y vigilia en los animales) constituyen ejemplos de procesos cíclicos.

c) **Trayectoria helicoidal o cuasi-recurrente:** este tipo de trayectoria surge debido a una característica propia de ciertos procesos biológicos, la recursividad (Morin 2002 [1983]). Esta propiedad refiere a que el estado final de un proceso es necesario para la regeneración del propio proceso. En el caso de los procesos biológicos suele encontrarse recursividad no estricta dado que generalmente no se repiten procesos cuyos estados son idénticos a los propios del proceso anterior sino similares morfológica y/o funcionalmente (y generados a partir de los productos o efectos de procesos previos). La trayectoria de este recorrido puede visualizarse entonces como un bucle o hélice, la cual puede representarse como:

$$E_1\text{-}E_2\text{-}E_3\ldots E\mathit{n}\text{-}E_1'\text{-}E_2'\ldots,$$

donde E*n* es condición necesaria y suficiente para generar E_1', y los En´ representan estados similares a los En correspondientes.

Un ejemplo de proceso helicoidal es la reproducción del ciclo de vida de los organismos en cada nueva generación. Determinados estados generados en el ciclo de vida de la generación parental constituyen condiciones necesarias para el recomenzar del ciclo en una nueva generación, en la cual a su vez se desarrollarán estados similares (mas no idénticos) a los del ciclo que les dio origen.

2) Reversibilidad

Diremos que un proceso es reversible en el caso en que la sucesión de estados presentes admita en su secuencia la regresión a un estado anterior. Un caso de reversión podría presentarse, por ejemplo, de la siguiente manera:

$$E_1\text{-}E_2\text{-}E_3\text{-}E_2\text{-}E_3\text{-}E_4\ldots E_n$$

3) Tasa de cambio

Emplearemos esta categoría para referirnos en forma relativa a la variación de velocidad en la transición entre diferentes estados del proceso. Utilizaremos la denominación de procesos uniformes para referirnos a aquellos que presenten una tasa de cambio constante; en caso contrario, denominaremos a la tasa de cambio como variable.

4) Duración

Por último, analizaremos la duración de los procesos, categoría que refiere a la extensión del intervalo de tiempo comprendido entre el comienzo del estado inicial y la culminación del estado final del proceso. Realizaremos mayormente comparaciones cualitativas entre la duración de los diferentes tipos de procesos que analizaremos.

En la sección siguiente utilizaremos esta taxonomía para caracterizar los aspectos temporales de los procesos evolutivos y ontogenéticos.

V.3. Características temporales de los procesos evolutivos y ontogenéticos

V.3.1. Procesos microevolutivos: reversibilidad y uniformidad en la evolución de las poblaciones

Para el análisis de las características temporales propias de los procesos microevolutivos abordados desde la TSE profundizaremos en los modelos de selección natural considerados desde este marco teórico. Recordemos antes de comenzar que los modelos matemáticos propios de la genética de poblaciones ocuparon un lugar central en el estudio de los procesos microevolutivos en este marco teórico. Cabe mencionar aquí también que un elemento fundamental en este abordaje ha sido el estudio de los cambios de frecuencias génicas en poblaciones experimentales, a partir de la 'imitación' de los procesos microevolutivos en el laboratorio (Ridley 2004). Dicho esto, comenzaremos con el análisis de las características temporales de los procesos que ocurren por acción de la selección natural direccional, una de las principales formas de evolución investigadas desde este marco teórico.

La selección direccional ocurre cuando los organismos con cierta variante de un carácter presentan mayor aptitud (*fitness*) que aquellos con otras variantes de ese carácter en la población. La selección direccional favorecerá entonces a los organismos con aquella variante (Ridley 2004). Consideraremos un ejemplo simple: la evolución de un gen que presenta dos variantes alélicas cuyas frecuencias poblacionales son diferentes (por ejemplo, 0.1 y 0.9), y selección direccional que favorece a los individuos que portan la variante de menor frecuencia inicial. Los modelos de genética de poblaciones predicen de qué manera se modificarán las frecuencias de las variantes alélicas en la población en función de las condiciones iniciales. En este caso, los modelos correspondientes postulan que las frecuencias génicas se modificarán a través del tiempo de forma tal que la aptitud media de la población[133] aumente hasta alcanzar su máximo valor posible dadas las condiciones específicas en cada situación (en este caso, se predice el aumento de frecuencia poblacional de la variante de menor frecuencia inicial). Así, la dirección y sentido de estos procesos

[133] La aptitud media poblacional es la sumatoria de la aptitud (*fitness*) relativa de cada genotipo multiplicada por la frecuencia de ese genotipo en la población.

microevolutivos están dados por la optimización o maximización de la aptitud media poblacional. Este principio optimizador se encuentra presente tanto en los modelos de selección a favor de un alelo como en otros modelos selectivos propuestos desde la genética de poblaciones[134] (Ridley 2004). Además, este principio 'direccionador' de los procesos selectivos ha sido descrito mediante "topografías adaptativas", las cuales representan las posibles combinaciones de frecuencias alélicas de todos los genes en una población. Estas superficies contienen un "pico adaptativo" correspondiente a la máxima aptitud media posible en esa topografía. Según el principio de maximización de esa variable, bajo la acción de la selección natural se espera que las poblaciones alcancen ese pico adaptativo[135]. Veamos entonces a partir de esta breve descripción qué características temporales presentan estos procesos.

Con respecto al tipo de trayectoria, hallamos que estas propuestas canónicas consideran a los procesos descritos como lineales, en los cuales la dirección y sentido estarían dados por el aumento de la aptitud media poblacional. A su vez, en relación con la segunda categoría, encontramos que el tipo de proceso analizado admite la posibilidad de reversiones a estados de frecuencias poblacionales anteriores. Un ejemplo clásico de tal reversión (aunque también discutido, ver por ejemplo Ridley 2004) es el de las poblaciones inglesas de polillas de la especie *Biston betularia*. Hasta el siglo XX, la gran mayoría de los individuos de estas poblaciones presentaba color claro, lo cual, presumiblemente, permite a estas polillas camuflarse con las ramas claras de los árboles cubiertos de líquenes, otorgándoles así protección frente a la predación. Con el aumento de la industrialización y la polución ambiental, la frecuencia del morfo oscuro (la cual era hasta entonces muy baja), fue aumentando hasta alcanzar el 90% en las áreas más contaminadas. Posteriormente, al descender los niveles de polución en esas áreas, el morfo claro comenzó a predominar

[134] Por ejemplo, en los casos de ventaja del heterocigota, esto es, cuando los individuos heteorocigotas presentan mayor aptitud que los homocigotas (Ridley 2004).

[135] Si bien existieron propuestas que presentan características diferentes a esta direccionalidad de los procesos microevolutivos (tales como el modelo de "equilibrios cambiantes" de Sewall Wright, en el cual se consideraba la acción de otros mecanismos evolutivos y la existencia de picos 'adaptativos locales' en los cuales las poblaciones podrían encontrarse debido a la acción de tales mecanismos), el modelo descrito ha sido el mayormente aceptado y utilizado por los genetistas de poblaciones. En particular, Ronald Fisher discutió la propuesta de Wright, sosteniendo que la selección natural llevaría a las poblaciones al máximo pico adaptativo (Ridley 2004).

nuevamente. Si bien los motivos de la diferencia de aptitud entre ambos morfos es actualmente discutida, interesa señalar a nuestros fines la posibilidad de reversión de estos procesos microevolutivos de cambio de frecuencias génicas. Estas reversiones han sido explicadas desde los modelos selectivos de la genética de poblaciones en función de los cambios en las presiones selectivas a las que se encontrarían sujetos estos organismos. Así, los procesos microevolutivos modelados desde la genética de poblaciones presentan esta dinámica flexible con respecto a la posibilidad de reversión a estados de frecuencias génicas anteriores en las poblaciones.

Por otra parte, en el marco de la TSE, la tasa de cambio de los procesos evolutivos ha sido considerada como uniforme, lo cual ha sido expresado de manera cualitativa mediante el principio de gradualidad de los cambios evolutivos. Ésta ha sido una de las principales premisas defendidas por los autores de la TSE, en expresa oposición a otras posturas acerca de la evolución. Este principio se vincula con la concepción de la evolución propia de la TSE, y su estudio centrado en el nivel poblacional. Como explicaba Mayr:

> "(…) el gradualismo darwiniano se debe a la reestructuración gradual de las poblaciones. Esto deja en claro que la evolución darwiniana, al ser un fenómeno poblacional, debe ser siempre gradual. Un darwinista debe poder mostrar que cada caso de saltacionismo o evolución discontinua puede explicarse como causado por la reestructuración gradual de las poblaciones." (Mayr 2001, p. 96)[136]

La gradualidad de los cambios evolutivos también ha sido afirmada utilizando el modelo de topografías adaptativas: dado que las poblaciones se encuentran medianamente adaptadas, los cambios abruptos las alejarían indefectiblemente del pico de la correspondiente topografía adaptativa. Por ello, sólo los pequeños cambios permitirían que las poblaciones se acerquen, lenta y gradualmente, al óptimo adaptativo correspondiente y subsistan (Ridley 2004).

[136] "(…) darwinian gradualism is due to the gradual restructuring of populations. This makes it quite clear why Darwinian evolution, being a populational phenomenon, must always be gradual. A Darwinian must be able to show that every seeming case of saltation or discontinuous evolution can be explained as being caused by a gradual restructuring of populations." (Mayr 2001, p. 96). Cabe destacar que Mayr se refiere en este párrafo a la microevolución, mientras que acepta la posibilidad de tasas variables de cambio en los procesos macroevolutivos.

Por último, los procesos microevolutivos se desarrollarían en una escala temporal relativamente breve en términos evolutivos, es decir, en pocas generaciones. Esta consideración permitió 'imitar' y estudiar los procesos microevolutivos en condiciones experimentales, lo cual se logró a partir de la utilización de organismos que presentaran un tiempo generacional adecuado (además de otras características)[137]. A su vez, con respecto a los cambios macroevolutivos, se consideró, en términos generales, que éstos surgirían debido a la acumulación de pequeños cambios a lo largo de un intervalo temporal de mayor duración (Mayr 1982, Folguera y Lombardi 2011). El cuestionamiento a este principio ha sido una de las principales críticas de las propuestas macroevolutivas de la década de 1970 hacia la TSE, como desarrollaremos en la sección siguiente.

V.3.2. La extensión macroevolutiva: discontinuidad e irreversibilidad en la historia de la vida

En capítulos anteriores hemos presentado algunas de las principales características de las propuestas macroevolutivas de la década de 1970 que apuntaron a la búsqueda de nuevos modelos y mecanismos para explicar la macroevolución, y a la discusión de la naturaleza propia de esos procesos. Como hemos adelantado, una de las principales propuestas, la teoría de los equilibrios puntuados o discontinuos de Eldredge y Gould (1972), refirió justamente al reconocimiento de un tiempo propio de los procesos macroevolutivos. Nos centraremos aquí en las características temporales presentes en estas propuestas.

La diferencia más evidente entre la teoría de los equilibrios puntuados y las consideraciones de la TSE corresponde al tipo de tasa de cambio de los procesos macroevolutivos. Brevemente, el modelo de equilibrios puntuados propone que las especies transcurren la mayor parte de su historia sin sufrir grandes cambios (los denominados períodos de estasis). En contraposición, los cambios macroevolutivos (esto es, los grandes cambios morfológicos, la extinción y el surgimiento de nuevas especies), ocurrirían en

[137] En particular, la utilización de la mosca *Drosophila melanogaster* como modelo biológico ha sido un elemento fundamental en el desarrollo de la exitosa metodología experimental de la genética de poblaciones, dada la posibilidad de conservar y reproducir poblaciones en el laboratorio, y estudiar así procesos microevolutivos.

períodos de tiempo relativamente breves (miles de años). Así, al ampliar la escala de tiempo abordada respecto de las propuestas de la TSE (y extender también los niveles indagados), la interpretación del registro fósil indicaría que los procesos macroevolutivos no ocurren uniformemente a través del tiempo, ni en escalas temporales compatibles con su imitación en el laboratorio.

Por otra parte, con respecto a las restantes categorías de nuestra taxonomía temporal, encontramos que varias de las características propias de los procesos macroevolutivos se relacionan con la consideración de que éstos constituyen procesos históricos, tal como hemos presentado en el Capítulo III (sección III.3). Por lo tanto, además de las propuestas de modelos e hipótesis generales acerca del modo y *tempo* de tales cambios, también se plante desde estas perspectivas la reconstrucción de la historia evolutiva de los organismos. Como desarrollamos en el capítulo anterior, en esta historia el azar tiene un rol fundamental, otorgando características temporales particulares a estos procesos. En este sentido, Gould señala que:

> "[La historia es una] irreversible secuencia de eventos irrepetibles. Cada momento ocupa su propia posición distintiva en una serie temporal, y todos los momentos, considerados en su adecuada secuencia cuentan una historia de eventos unidos, moviéndose en una dirección" (1987, p. 11)

Así, en estas propuestas se destaca la linealidad e irreversibilidad de los procesos macroevolutivos, características vinculadas con el rol del azar en la historia evolutiva (Gould 1987, 2002)[138].

Por último, mencionaremos que la duración de los procesos macroevolutivos sería mayor que la de los microevolutivos. En este sentido, cabe aclarar que, si bien los procesos de especiación ocurren en intervalos de tiempo cortos respecto de los periodos de estasis, aquellos suelen abarcar intervalos de mayor duración que la evolución de las poblaciones en el marco de la TSE. Esta característica, sumada a la consideración de la naturaleza

[138] Al respecto cabe aclarar que, si bien es posible encontrar ciertas reversiones evolutivas específicas en algunos grupos (tales como la re-aparición de una característica morfológica anteriormente perdida en un linaje), éstas constituirían más bien excepciones en el desarrollo histórico de los procesos macroevolutivos. A su vez, la consideración de los procesos macroevolutivos como irreversibles aparece claramente en los procesos de extinción y especiación.

histórica de los procesos macroevolutivos, posiblemente haya influido en que no se desarrollaran propuestas metodológicas que implicaran su imitación en el laboratorio, y en que su estudio se basara en otro tipo de metodologías (principalmente aquellas propias de la paleontología y la morfología, tales como las comparaciones morfométricas). Cabe recordar aquí que estas diferencias metodológicas han tenido implicancias en las discusiones acerca del rol que diferentes subdisciplinas podrían tener en el estudio de la evolución, como hemos mencionado en el Capítulo I. Analizaremos a continuación las características temporales presentes en el estudio de los procesos ontogenéticos en el marco de la actual biología del desarrollo.

V.3.3. Los procesos ontogenéticos: la irreversibilidad de la construcción recursiva de los organismos

Recordemos brevemente que la biología del desarrollo aborda el estudio de los procesos de morfogénesis (formación de órganos y tejidos) y de los diversos cambios que sufren los organismos durante su desarrollo, los cuales involucran crecimiento y diferenciación de estructuras a través del ciclo de vida. Estos procesos se relacionan además con cambios en la fisiología y en la expresión genética, por lo cual el estudio de la sucesión de estados transitorios del desarrollo involucra el abordaje de múltiples niveles biológicos (genético-molecular, celular, tisular, organísmico).

Antes de comenzar con el análisis de las características temporales de estos procesos, resulta pertinente realizar una diferenciación entre dos tipos de enfoques presentes en la biología del desarrollo. Distinguiremos, por una parte, el enfoque anatómico centrado en el estudio de los cambios estructurales de órganos y tejidos, continuador de la tradición anatómica propia de la embriología desde sus comienzos. Como mencionamos en el Capítulo I, este enfoque persiste hasta la actualidad, aunque generalmente combinado con abordajes genético-moleculares de los cambios morfológicos[139]. Por otra parte, analizaremos el enfoque genético, centrado en los cambios en la expresión génica y los

[139] En este sentido, pueden encontrarse investigaciones que, si bien analizan también factores genéticos y moleculares, tienen por objetivo principal el estudio de cambios estructurales y fisiológicos en diferentes etapas del desarrollo, o ante diferentes perturbaciones (por ejemplo: Kempermann *et al*. (1997), Denver (1998), Krain y Denver (2004)).

procesos moleculares relacionados principalmente con la diferenciación de tejidos y órganos, así como con otros cambios del desarrollo. Dado que estos dos enfoques presentan características temporales diferentes, analizaremos a continuación cada uno de ellos por separado.

En primer lugar, la tradición anatómica se ha centrado en la descripción de la aparición y modificación de estructuras, tejidos y órganos en las diferentes etapas del desarrollo de diversas especies, es decir, a lo largo del ciclo de vida. Por ejemplo, los estudios del ciclo de vida de los anuros y de las etapas del desarrollo embrionario de las aves constituyen modelos clásicos de la biología del desarrollo hasta la actualidad. Analizaremos las características temporales presentes en el estudio de los ciclos de vida desde esta perspectiva. Con respecto al tipo de trayectoria temporal presente en los procesos abordados, cabe señalar que la propia denominación de 'ciclo' remite a la repetición, generación tras generación, de los mismos estadios durante el desarrollo de los organismos de cada especie. Sin embargo, al analizar cómo se estudian estos ciclos, encontramos que generalmente el objeto de investigación es algún/os aspecto/s de la formación de estructuras durante alguna/s etapa/s del desarrollo (tal como en los trabajos de Denver (1998) o Krain y Denver (2004)), sin incluir el estudio de lo que ocurre en las generaciones subsiguientes. De esta manera, al omitir un abordaje transgeneracional de estos procesos, se excluye su aspecto cíclico. El desarrollo parece ser abordado entonces como una secuencia lineal de eventos, la cual se repite en la vida de cada organismo. Esta característica se relaciona con propiedades de los mecanismos celulares y tisulares involucrados en los procesos morfogenéticos. Como señala Kathleen Smith:

> "Para un embrión, la planificación puede ser un problema de secuencia relativa respecto de otros eventos y no de tiempo de reloj. El orden es impuesto por la integración de procesos en secuencias específicas. El hecho de que muchos eventos dependan de la inducción, o las interacciones entre células y tejidos, o de las interacciones complejas dentro de varias cascadas génicas significa que existe una direccionalidad fundamental en el desarrollo" (Smith 2003, p. 619)[140].

[140] "For an embryo, scheduling may be a matter of sequence relative to other events rather than clock time. Order is imposed by the integration of processes into specific sequences. The fact that many events depend on

En relación con lo anterior, una de las características mediante las cuales se expresaría la linealidad propia de estos procesos es el aumento progresivo de la complejidad a través del desarrollo. En términos generales, tal incremento de complejidad referiría en este contexto a un aumento en la heterogeneidad estructural y funcional, y la emergencia de entidades, propiedades e interacciones propias de nuevos niveles de organización a lo largo del desarrollo.

Además, la complejidad de esas interacciones que ocurren durante el desarrollo ontogenético implica la irreversibilidad generalmente presente en estos procesos. Sin embargo, cabe mencionar algunos casos excepcionales en los cuales es posible revertir, en condiciones particulares, ciertos procesos del desarrollo. Tales reversiones pueden apreciarse en los experimentos de desdiferenciación de núcleos celulares (por ejemplo, en los ensayos de clonación) o en la regeneración de ciertos tejidos. La regeneración (reactivación del desarrollo en la vida post-embrionaria para restablecer tejidos perdidos) puede considerarse como un retorno parcial al estado embrionario (Gilbert 2005). Se conocen varios tipos y mecanismos diferentes de regeneración de tejidos en distintas especies. Por ejemplo, en el caso de las extremidades de los anfibios ocurre desdiferenciación de células de estructuras adultas en la zona del muñón, generándose así células indiferenciadas, las cuales proliferan y vuelven a ser re-especificadas. Galis *et al.* (2003) han propuesto que la capacidad de los anfibios de regenerar sus extremidades se debería a que el desarrollo de esas estructuras en este grupo no involucra la interacción con estructuras transientes durante el desarrollo, a diferencia de lo que ocurre generalmente en los tetrápodos. Así, los mecanismos de desarrollo de extremidades pueden volver a ponerse en funcionamiento en etapas adultas y regenerar esas estructuras. Este tipo de desarrollo 'semiautónomo' de una estructura que se forma en etapas tempranas no es una propiedad común en los animales (al menos en los vertebrados), por lo cual la irreversibilidad del desarrollo sería la característica mayormente presente en estos procesos.

Pasando a la característica de uniformidad, podemos decir que la tasa de cambio en estos procesos del desarrollo suele ser variable. Un caso extremo de tal variabilidad es el

---

induction, or cell or tissue interactions, or the complex interactions within various gene cascades means that there is a fundamental directionality to development." (Smith 2003, p. 619).

arrestamiento completo del desarrollo, tal como sucede por ejemplo en las esporas de hongos y otros organismos, las cuales pueden permanecer largos períodos de tiempo en estado de latencia y reactivar su desarrollo ante el estímulo ambiental adecuado.

Por último, con respecto a la duración de estos procesos de desarrollo, el estudio de los ciclos de vida se ha centrado en algún/os estadio/s del desarrollo o, a lo sumo, en procesos que ocurren a lo largo de una generación, sin traspasar dicha duración, tal como mencionamos previamente.

Por otra parte, pasando al enfoque genético de los procesos del desarrollo, encontramos que uno de los temas principales abordados es el estudio de las señales moleculares (morfógenos) que actúan como inductores de la diferenciación y organización de células y tejidos durante la morfogénesis (Zúñiga *et al.* 1999, Basch *et al.* 2006, Pignatti *et al.* 2014). En estos procesos, las inducciones recíprocas entre tejidos embrionarios tienen un rol fundamental, y muchos trabajos se han centrado en su descripción. En estos 'diálogos' las células receptoras de una señal emiten nuevas señales a las células emisoras (y así sucesivamente), impulsando mediante esas señales la diferenciación, proliferación y organización de células y tejidos. Por ejemplo, uno de los procesos en los cuales se ha estudiado detalladamente la dinámica involucrada en estos intercambios de señales es el desarrollo de las extremidades de los tetrápodos. En este caso, se establecen diversos diálogos entre grupos de células ectodérmicas y mesenquimáticas, los cuales conforman 'organizadores', esto es, tejidos embrionarios que tienen efectos de largo alcance en el destino de otros tejidos que los rodean. Estos dos grupos celulares establecen un intercambio continuo de diversas señales, mediante las cuales se va impulsando la especificación, diferenciación celular, organización de los tejidos de las extremidades y la elongación de las mismas (los detalles de estos diálogos pueden encontrarse reseñados en Rabinowitz y Vokes 2012). De esta manera, las inducciones recíprocas tienen un papel fundamental en la explicación de los procesos del desarrollo desde la perspectiva genética-molecular (Zúñiga *et al.* 1999, Gilbert 2005, Rabinowitz y Vokes 2012, Pignatti *et al.* 2014).

Con respecto a las características temporales propias de estos procesos, encontramos en estos diálogos celulares involucrados en las redes regulatorias del desarrollo la recursividad propia de los procesos de trayectoria helicoidal, ya que cada estado de estos

procesos concluye con la producción de una señal que genera el pasaje al estado siguiente, retroalimentándose de esta manera el avance del propio proceso. La recursión se encuentra también presente en otros procesos del desarrollo, tales como aquellos que involucran la retroalimentación positiva o negativa de la producción de señales hormonales entre diferentes órganos (por ejemplo durante la maduración sexual o la metamorfosis en algunas especies).

Por otra parte, con respecto a las restantes categorías temporales, encontramos que el aumento del grado de diferenciación y especialización a lo largo de estos procesos implica, generalmente, su irreversibilidad. La complejidad involucrada en las inducciones recíprocas y la participación de estructuras transientes durante estos procesos también contribuirían a la imposibilidad general de su reversión (con notables excepciones como las que hemos mencionado previamente en esta sección).

Asimismo, con respecto a la categoría de uniformidad, encontramos que si bien estos trabajos se centran en la continuidad de los procesos de desarrollo (ya que las inducciones recíprocas generan el avance continuo de los mismos), no suele especificarse si la tasa de cambio es variable o uniforme. Por último, la duración de estos procesos se restringe a la de algún/os estadio/s del desarrollo, siendo generalmente menor a la presentada en el enfoque anatómico.

En resumen, la biología del desarrollo ha abordado estos procesos concibiéndolos como una repetición de secuencias en cada generación, cuyos cambios más allá de esa extensión han quedado prácticamente fuera del objeto de estudio de la subdisciplina. Analizaremos a continuación las posibles relaciones e interacciones de los procesos del desarrollo con procesos transgeneracionales que se han propuesto estudiar desde la evo-devo.

V.4. La evo-devo y la integración de los procesos evolutivos y ontogenéticos

Analizaremos en esta sección las características temporales de los procesos abordados por tres de los principales programas de investigación de la evo-devo, los cuales ya hemos tratado a lo largo de la Tesis: la genética evolutiva del desarrollo (sección V.4.1), la morfología y embriología comparadas (sección V.4.2) y la eco-evo-devo (V.4.3).

V.4.1. La genética evolutiva del desarrollo: el estudio de los fenómenos macroevolutivos desde una perspectiva genética

Antes de comenzar con el análisis de las propiedades temporales de los procesos estudiados en este programa de investigación, recordemos brevemente algunas de sus características. La genética evolutiva del desarrollo se ha centrado en el estudio de los cambios genético-moleculares (más específicamente, en la secuencia de genes y la función de sus productos en las redes de regulación) vinculados con transformaciones macroevolutivas, principalmente innovaciones. Para analizar las características temporales propias de este abordaje, retomaremos el ejemplo que hemos presentado en el Capítulo II referente a los cambios en los genes *hox* asociados a la evolución del plan corporal hexápodo de los insectos (sección II.3.4). Como hemos explicado allí, tales cambios son estudiados comparando la secuencia, expresión y función de esos genes en el desarrollo de organismos de diferentes grupos (crustáceos e insectos). A partir de estas comparaciones se estableció que los cambios en la secuencia de estos genes *hox* en la rama evolutiva que dio origen a los insectos a partir de un antepasado común con los crustáceos determinaron su cambio de función (reprimir la formación de patas en el abdomen de los insectos, mas no en el grupo de los crustáceos). Así, los cambios en los genes regulatorios del desarrollo se utilizan para explicar los cambios macroevolutivos en la morfología de grandes grupos taxonómicos.

Antes de comenzar con el análisis de las características temporales presentes en los procesos estudiados en este programa de investigación, cabe mencionar brevemente una observación acerca de este tipo de abordaje. Wagner *et al.* (2000) han identificado un supuesto subyacente a las investigaciones propias de este programa, el cual han denominado "hipótesis de congruencia entre las causas del desarrollo y de la evolución". En palabras de estos autores:

> "La investigación molecular del origen de un caracter específico es generalmente desencadenada por el descubrimiento de ciertos genes que son esenciales para el desarrollo del carácter en alguna especie modelo. El descubrimiento de factores

genéticos suficientes y/o necesarios para un carácter fenotípico naturalmente genera el interrogante acerca de si los mismos genes también estuvieron involucrados en el origen evolutivo de ese carácter. Generalmente esto lleva a la hipótesis de que las causas del desarrollo de un carácter también pueden ser parte de la causa evolutiva del origen de ese carácter. Podríamos llamar a ésta la 'hipótesis de congruencia entre las causas del desarrollo y las causas evolutivas': un gen que es suficiente para el desarrollo de un estado derivado de un carácter también pudo haber sido la causa del origen evolutivo de ese estado del carácter." (Wagner *et al.* 2000, p. 822)[141].

Mediante esta hipótesis, al plantearse que las causas (en particular, causas genético-moleculares) del desarrollo de un carácter también habrían sido las causas evolutivas del origen de ese carácter, se asume cierta continuidad temporal entre los procesos actuales del desarrollo y los procesos macroevolutivos. Profundizaremos en este aspecto mediante el análisis de las características temporales del caso que hemos descrito. Antes de ello, cabe mencionar que en esta hipótesis, también se expresa claramente la prioridad otorgada a los cambios genético-moleculares para explicar las transiciones evolutivas (cambios morfológicos). Veamos entonces qué podemos afirmar con respecto a la relación entre el tiempo propio de los procesos del desarrollo y el tiempo evolutivo a partir del análisis de las características temporales presentes en este enfoque.

En primer lugar, encontramos en estos procesos un tipo de trayectoria lineal, dado que se proponen generalmente narraciones acerca de la sucesión de cambios genético-moleculares que habrían tenido lugar a lo largo de la evolución de los linajes (como puede encontrarse en diversos trabajos, tales como Cohn y Tickle 1999, Ronshaugen *et al.* 2002). De esta manera, se recupera en este abordaje la linealidad asociada al carácter histórico de los procesos macroevolutivos, con la diferencia de que tal linealidad referiría en este

[141] "Molecular research into the origin of a specific character is usually triggered by the discovery of certain genes that are essential for the development of that character in some model species. The discovery of sufficient and/or necessary genetic factors for a phenotypic character naturally raises the question of whether the same genes were also involved in the evolutionary origin of that character. Usually this leads to the hypothesis that the developmental causes of a character may also be part of the evolutionary cause for the origin of the character. One could call this the *Hypothesis of congruence between developmental and evolutionary causes*: a gene that is sufficient for the development of a derived character state may also have been the cause of the evolutionary origin of the character state." (Wagner *et al.* 2000, p. 822)

programa de investigación a procesos genético-moleculares. Sin embargo, surge aquí la necesidad de desdoblar nuestro análisis de los procesos estudiados en este programa de investigación, dado que encontramos un tipo de trayectoria temporal diferente al centrarnos en los aspectos ontogenéticos involucrados: como estos trabajos se basan justamente en el estudio de los procesos genético-moleculares de regulación del desarrollo, se asume también la recursividad propia de las redes de regulación de tales procesos (Carroll *et al.* 2005). Esta incorporación puede apreciarse, por ejemplo, en el trabajo de Cohn y Tickle (1999) referente a la evolución del plan corporal sin extremidades propio de las serpientes. En este caso, la explicación de esa característica morfológica involucra la pérdida de competencia de las células ectodérmicas para responder a las señales del mesodermo, como sucede en los diálogos entre ambos tejidos en el desarrollo de extremidades de los tetrápodos que hemos descrito y presentado en la sección anterior. Por lo tanto, puesto que encontramos que ambos aspectos (evolutivos y ontogenéticos) se encuentran efectivamente presentes en los casos estudiados desde este programa de investigación, distinguiremos de aquí en más el análisis de las características temporales del aspecto evolutivo de los procesos abordados de su caracterización como procesos del desarrollo. Con respecto a este último aspecto, hallamos que en el programa de la genética evolutiva del desarrollo se asumen las mismas características temporales descritas para los procesos ontogenéticos en la Sección V.3.

Continuando entonces con el análisis de la dimensión evolutiva de los procesos abordados en este programa de investigación, encontramos aquí la idea de que sería posible la reversión, de alguna manera, de los cambios macroevolutivos. Esta noción se encuentra implícita en la metodología utilizada (y en la hipótesis de congruencia entre las causas evolutivas y las causas del desarrollo), ya que se asume que a través de los experimentos que muestran los efectos de las mutaciones en genes regulatorios se imitan (al menos parcialmente) los cambios ocurridos a lo largo de la historia evolutiva de los organismos. Por ejemplo, en el trabajo acerca de la evolución del plan corporal de los insectos que hemos citado (Ronshaugen *et al.* 2002), se realizaron experimentos de expresión ectópica de la proteína *Ubx* en el tórax de *Drosophila melanogaster* y se observó la represión del desarrollo de patas; este resultado se considera como un indicio de que en la evolución de los insectos esta proteína adquirió esa función. En este punto se vislumbra la

implementación de la hipótesis de congruencia de los cambios evolutivos y ontogenéticos planteada por Wagner *et al.* Estos autores han señalado algunos problemas y desafíos que surgen a partir de esta hipótesis, dado que no siempre es posible suponer que la 'arquitectura del desarrollo' que se encuentra en las especies actuales no se ha modificado desde la transición evolutiva estudiada. Otros autores también han advertido acerca de los problemas involucrados al asumir el rol causal de los genes en la evolución, y de la necesidad de profundizar las indagaciones para respaldar las reconstrucciones propuestas en este tipo de trabajos (Müller 2008, Love 2008).

Por otra parte, en este programa parece asumirse la variabilidad de la tasa de cambio propia de los procesos macroevolutivos o, al menos, la relación directa planteada entre los cambios genéticos y los macroevolutivos es compatible con la no uniformidad temporal de éstos últimos propuesta en la teoría de equilibrios puntuados.

Por último, con respecto a la duración de los procesos estudiados, cabe destacar que la genética evolutiva del desarrollo realiza afirmaciones acerca de cambios macroevolutivos (para los cuales se asume una gran extensión temporal) a través de una metodología basada en el estudio de los 'breves' procesos del desarrollo. Esta metodología también se vincula con la mencionada hipótesis de congruencia de los cambios evolutivos y ontogenéticos. Resulta pertinente mencionar aquí que, más allá de las limitaciones y problemas que puede aparejar esta hipótesis, la posibilidad de 'imitar' experimentalmente los extensos procesos macroevolutivos en tiempos cortos ha sido sumamente importante en el desarrollo de la evo-devo dado que constituyó una novedosa estrategia para abordar el estudio de aquellos procesos. Como hemos mencionado, autores como el propio Gould vieron en los comienzos de este programa de investigación la promisoria posibilidad de abordar eventos históricos macroevolutivos a través de una nueva metodología experimental, diferente a la propuesta por los enfoques paleontológicos y morfológicos (Gould 1977). En este sentido, en la genética evolutiva del desarrollo, se han visto plasmadas viejas expectativas acerca de la posibilidad de profundizar el conocimiento acerca de los lejanos procesos macroevolutivos (Gould 2002).

En resumen, podemos concluir que el programa de la genética evolutiva del desarrollo combina las características temporales propias de procesos macroevolutivos y del desarrollo ontogenético, centrándose en los aspectos genético-moleculares de ambos

procesos, y asumiendo cierta congruencia y continuidad entre ellos. En la sección V.5 profundizaremos en las características de esta integración entre los procesos ontogenéticos y evolutivos.

V.4.2. Embriología y morfología comparadas: el abordaje de los fenómenos macroevolutivos a través del desarrollo

Para el análisis de las características temporales de los procesos estudiados en este programa de investigación utilizaremos nuevamente el caso descrito en el Capítulo IV (sección IV.4): las restricciones del número de segmentos corporales con patas en los ciempiés. Recordemos brevemente que el fenómeno de que todas las especies de ciempiés presenten un número impar de segmentos corporales con patas es explicado desde esta perspectiva como una restricción generada por un mecanismo del desarrollo (en base a la dinámica de expresión génica y diferenciación de tejidos). ¿Qué ocurre en este caso con las características temporales? Encontramos aquí que nuevamente resulta necesario distinguir entre la dimensión del desarrollo y la evolutiva para analizar tales características en estos mecanismos. En primer lugar, al considerar los aspectos ontogenéticos, se asumen las características temporales ya analizadas en la sección V.3, destacándose en particular la irreversibilidad de los procesos del desarrollo: los mecanismos responsables de las restricciones generan regularidades muy resistentes al cambio, canalizándose así el desarrollo por determinados caminos y no otros. Tal irreversibilidad es, como ya hemos expuesto a lo largo de la Tesis, una característica distintiva de las restricciones.

A su vez, y pasando a la dimensión evolutiva de las restricciones, esa irreversibilidad contribuye a explicar un fenómeno macroevolutivo: la persistencia de una característica morfológica en toda una clase de organismos, y a través de una gran extensión temporal. Con respecto a las características temporales restantes de nuestra taxonomía (tipo de trayectoria y tasa de cambio), encontramos que no resulta posible su análisis en el caso de estas restricciones (absolutas), dado que ellas implican la persistencia sin cambio de una característica (al no involucrar cambios en los sistemas biológicos no se aplicarían las categorías de tipo de trayectoria ni tasa de cambio a estos procesos). Por lo

tanto, el punto que se destaca en este caso es la irreversibilidad de las restricciones, la cual se explica mediante las características propias de los mecanismos del desarrollo.

Asimismo, otro fenómeno abordado desde este programa de investigación, el de las heterocronías, puede brindarnos alguna información acerca del tipo de trayectoria y la tasa de cambio de los procesos indagados. Como hemos mencionado, en la evo-devo, el estudio de las heterocronías ha incorporado al nivel genético-molecular (Smith 2003, cfr. Alberch y Blanco 1996). Un ejemplo de este enfoque es el trabajo de Shapiro *et al.* (2003) referente al rol de la proteína *Shh,* una señal intracelular involucrada en las redes regulatorias del desarrollo de dígitos en diferentes especies del género *Hemiergis* (lagartijas). En este trabajo se encontró que la duración de la expresión de esa señal correlaciona con el grado de proliferación celular en la extremidad y el número de dígitos que se desarrollan en ellas en diferentes especies de lagartijas. Se propone entonces que este mecanismo heterocrónico estaría involucrado en la evolución de las diferentes morfologías de la extremidad de las especies de este género (ver Shapiro *et al.* 2003 para una discusión al respecto). De esta manera, también se asume aquí cierta continuidad entre los procesos del desarrollo y los fenómenos macroevolutivos, al ser éstos explicados en función de los mecanismos de desarrollo subyacentes. Con respecto a los aspectos ontogenéticos involucrados en estas heterocronías, encontramos las características temporales ya descritas en la sección V. 3. A su vez, con respecto a la dimensión evolutiva, se asume aquí la irreversibilidad y linealidad propias de los fenómenos históricos macroevolutivos. Este enfoque también es compatible con la no uniformidad de esos procesos destacada en las propuestas de la década de 1970.

En conclusión, en el programa de la morfología y embriología comparadas se rescatan diversas características temporales propias de las propuestas macroevolutivas de la década de 1970, a la vez que se plantea cierta continuidad entre los procesos del desarrollo y los fenómenos macroevolutivos, dado que la explicación de estos últimos se basa en los mecanismos del desarrollo subyacentes. A continuación, analizaremos las características temporales presentes en el programa de investigación de la eco-evo-devo.

V.4.3. Eco-evo-devo

Para el análisis de las características temporales de los procesos abordados en el campo de la eco-evo-devo nos centraremos en el mecanismo de inducción ambiental. Además incorporaremos en este análisis algunas menciones a elementos propios del programa de la epigenética dado que, como ya ha surgido en capítulos anteriores, estos dos programas de investigación presentan varias características en común. Asimismo, al igual que en los programas anteriores, debemos distinguir aquí la inducción ambiental como proceso que ocurre durante el desarrollo de cada organismo de su dimensión evolutiva.

Con respecto al primer aspecto, encontramos que los procesos de inducción ambiental presentan las características propias de los procesos de desarrollo que hemos detallado en la sección V.3.3. Estas características se aprecian claramente en los trabajos que profundizan en los mecanismos regulatorios involucrados en la generación de los fenotipos por inducción. En particular, las hormonas parecen tener un rol importante en varios de estos procesos, tal como en el caso de los fenotipos inducibles en el gusano del tabaco que hemos expuesto en la sección II.3.3 de la presente Tesis, entre otros (West-Eberhard 2003, Suzuki y Nijhout 2008, Gilbert y Epel 2009, Abouheif 2014). Al profundizarse en estos mecanismos regulatorios, se incorpora en este programa de investigación la recursividad propia de los procesos genético-moleculares del desarrollo. Otra característica propia de los procesos del desarrollo generalmente presente en este enfoque es la irreversibilidad de los cambios generados a partir de la inducción ambiental. Tal irreversibilidad se encuentra, tanto en los ejemplos mencionados, como en gran parte de los casos estudiados desde la epigenética. En particular, en el caso del cuidado parental que hemos descrito en la sección II.3.1.2, se evidenciaba la irreversibilidad de los cambios generados mediante inducción ambiental durante el desarrollo (los cuales eran incluso transmitidos entre generaciones).

Pasando a la dimensión evolutiva de los procesos de inducción ambiental, nos centraremos particularmente en el modelo propuesto por West-Eberhard, el cual hemos descrito en el Capítulo II de la Tesis. Recordemos brevemente este modelo y algunas características generales del mismo. En primer lugar, esta autora sostiene que el cambio de frecuencias génicas de las poblaciones es un requisito para que ocurra evolución, e

incorpora en su modelo de cambio evolutivo a la inducción ambiental, y también a la acomodación genética y la selección natural. Tales procesos comenzarían con el cambio fenotípico generado por un estímulo ambiental inicial durante el desarrollo (dado que nos interesa explorar aquí el mecanismo de inducción, no trataremos el caso en que el estímulo inicial provenga de una mutación) y la respuesta plástica (acomodación fenotípica) del organismo. La recurrencia de aquel factor ambiental inicial provoca la expansión del nuevo fenotipo en la población y, si éste tiene efectos sobre el *fitness,* la selección favorece a los individuos que expresan las nuevas variantes. Sin embargo, sólo si la variante fenotípica seleccionada tiene un componente genético, la selección podría generar acomodación genética y cambios en las frecuencias génicas poblaciones, esto es, cambio evolutivo. Veamos entonces qué características temporales tienen estos procesos.

En función de esta dinámica, encontramos varias características temporales en común con aquellas propias de los procesos microevolutivos abordados en el marco de la TSE. En primer lugar, encontramos aquí la reversibilidad propia de los procesos microevolutivos, la cual se manifiesta en este caso en dos instancias. En primer lugar, es posible la reversión de estos procesos evolutivos en una etapa inicial, antes de que ocurra la estabilización genética de los fenotipos, dado que si en esa etapa el ambiente cambia y el factor inductor deja de estar presente, el nuevo fenotipo dejaría de ser inducido y dejaría de presentarse en la población. En segundo lugar, la etapa posterior a la estabilización genética, corresponde ya a un típico proceso microevolutivo, en el cual la frecuencia poblacional de las variantes genéticas relacionadas con el fenotipo antes inducible variarán según las presiones de selección lo determinen. Por lo tanto encontramos de allí en más, tanto la posibilidad de reversiones de los estados poblacionales de frecuencias génicas, como la uniformidad y linealidad propias de los procesos microevolutivos. Estas características pueden apreciarse también en los mencionados experimentos de acomodación genética realizados con el gusano del tabaco (sección II.3.3). En este caso, mediante inducción y selección artificial, se reprodujo un proceso en el cual también se manifiestan la linealidad, uniformidad y reversibilidad de los procesos microevolutivos.

Sin embargo, más allá de estas similitudes entre las características temporales presentes en los procesos evolutivos indagados en estas propuestas y aquellas propias de los procesos estudiados en la TSE, cabe destacar importantes diferencias que surgen aquí a

partir de la incorporación de la inducción ambiental. En primer lugar, como hemos mencionado en la sección II.3.3, en el caso de los polifenismos estacionales, se observan cambios cíclicos en las frecuencias de las variantes fenotípicas (tales como las variantes de color en las poblaciones naturales de especies emparentadas con el gusano del tabaco). Los procesos de acomodación genética introducen así la posibilidad de un tipo de trayectoria cíclica, cuya dinámica ha sido un importante tema de estudio en la eco-evo-devo. Otra diferencia respecto del abordaje de la TSE refiere a la duración de los procesos evolutivos que comienzan con la inducción ambiental. Dado que este mecanismo puede actuar sobre varios organismos simultáneamente, y que el ambiente inductor suele ser además el ambiente que selecciona los fenotipos inducidos, es esperable que el 'tiempo de prueba' de los fenotipos y de cambio de frecuencias en las poblaciones sea más corto que en los modelos de la TSE (Shimada *et al.* 2010). Así, al incorporar la inducción ambiental y nuevos tipos de respuestas posibles de los organismos y las poblaciones a los cambios ambientales, la eco-evo-devo presenta una visión diferente de los procesos microevolutivos respecto del enfoque propio de la TSE, en relación tanto con las posibles trayectorias temporales como con la duración de estos procesos.

A su vez, como adelantamos en el Capítulo IV, desde la eco-evo-devo se ha destacado el rol que todos estos procesos tendrían en el origen de innovaciones evolutivas y de nuevas especies, es decir, en procesos macroevolutivos (West-Eberhard 2003, Trut *et al.* 2004). Esto se funda, entre otros elementos, en el hecho de que muchas innovaciones macroevolutivas se expresan facultativamente en otras especies, es decir, pueden desarrollarse mediante inducción ambiental (Moczek *et al.* 2011). En estos casos, se reconocen algunas características temporales propia de los procesos macroevolutivos tal como fueron considerados en las propuestas descritas en la sección V.3.2 (tasa de cambio variable), mientras que otras no aparecen tan claramente (linealidad e irreversibilidad). En particular, se introduce una notoria novedad con respecto a la duración de ciertos procesos macroevolutivos: al incorporar mecanismos tales como la inducción ambiental, la plasticidad del desarrollo y la acomodación genética, el tiempo requerido para el origen de innovaciones y nuevas especies parece acortarse significativamente (West-Eberhard 2003, Trut *et al.* 2004, West-Eberhard 2005, Moczek *et al.* 2011, Capítulos II y III de la presente Tesis). Sin embargo, más allá de la incorporación de estos novedosos mecanismos, cabe

señalar que una visión global de la explicación de los cambios macroevolutivos desde estas perspectivas pareciera mostrar una dinámica que guarda importantes similitudes con la propia visión de cambio evolutivo de la TSE. En este sentido, West-Eberhard destacaba, refiriéndose al origen de las innovaciones evolutivas, que:

> "Esta visión de la evolución adaptativa es convencional en describir a ese proceso como cambio fenotípico que involucra cambio de frecuencias génicas bajo selección. Se aparta ligeramente, pero de manera importante, de la versión mutación-selección de la evolución adaptativa: aunque las novedades pueden ser inducidas por mutaciones, eso no es necesariamente así; las novedades pueden ser inducidas por factores ambientales." (West-Eberhard 2005, p.6544)[142].

Así, las innovaciones también se explicarían desde esta perspectiva como resultado de la selección natural actuando sobre la variabilidad que surge en las poblaciones e implicando cambios en frecuencias génicas. Por lo tanto, se mantienen elementos fundamentales propios del enfoque microevolutivo, a pesar de que ese esquema se complejiza al considerar también otros procesos (inducción ambiental, plasticidad fenotípica, acomodación genética).

En conclusión, las propuestas de eco-evo-devo integran los procesos del desarrollo ontogenético de los organismos con los micro y macroevolutivos, recuperando principalmente la irreversibilidad y recursividad de los primeros, la reversibilidad y linealidad propias de los procesos selectivos microevolutivos, y vinculando ambos procesos en la explicación de los fenómenos macroevolutivos. Los fenómenos macroevolutivos se explican desde esta perspectiva apelando principalmente a procesos del desarrollo, e integrándolos con procesos selectivos microevolutivos, planteando cierta continuidad explicativa entre micro y macroevolución. Además, la consideración de nuevos mecanismos permite acortar la duración de los rangos temporales necesarios para la ocurrencia de fenómenos macroevolutivos. A continuación recapitularemos los resultados

[142] "This view of adaptive evolution is conventional in depicting adaptive evolution as phenotypic change that involves gene frequency change under selection. It departs only slightly, but importantly, from the mutation-selection version of adaptive evolution: although novelties may be induced by mutation they need not be; novelties may be induced by environmental factors." (West-Eberhard 2005, p.6544)

obtenidos en este capítulo, centrándonos en las estrategias implementadas en los diferentes programas de investigación para integrar los diferentes tipos de procesos estudiados.

V.5. Recapitulación y conclusiones

Para concluir el recorrido realizado, resumiremos y analizaremos los principales resultados obtenidos en este capítulo. En la Tabla V.1 presentamos las características generales relativas a la temporalidad de los procesos estudiados en la biología evolutiva (micro y macroevolutivos) y en la biología del desarrollo. En dicha tabla destacamos (*) las principales diferencias encontradas entre los tres abordajes: la variabilidad de la tasa de cambio y la gran duración de los procesos macroevolutivos, la reversibilidad de los procesos microevolutivos, y la trayectoria helicoidal de los procesos genético-moleculares involucrados en el desarrollo. Además, con respecto a las características coincidentes entre diferentes procesos cabe aclarar que hemos encontrado en algunos casos diferentes matices, los cuales hemos detallado a lo largo del capítulo (tales como la diferencia entre la linealidad dada por el aumento de la aptitud media poblacional en el caso de los procesos microevolutivos abordados en la TSE y la noción de linealidad propia de la extensión macroevolutiva ligada a la naturaleza histórico-narrativa de esos procesos).

Tipo de proceso/ Característica temporal	Procesos microevolutivos	Procesos macroevolutivos	Procesos ontogenéticos
Tipo de trayectoria	Lineal	Lineal	-Lineal (enfoque anatómico) -Helicoidal (nivel genético-molecular)*
Tasa de cambio	Uniforme	Variable*	Variable/uniforme
Reversibilidad	Sí*	No	No (con excepciones)
Duración	Larga (algunas generaciones)	Muy larga (miles de generaciones)*	Corta (una generación, tiempo de vida individual)

Tabla V.1. Resumen de las características temporales propias de los procesos estudiados en la TSE, la extensión macroevolutiva y la biología del desarrollo. Se destacan las principales diferencias encontradas entre los tres enfoques (*).

A su vez, en la Tabla V.2, resumimos las principales características encontradas en los tres programas de evo-devo analizados. Se indica además cuáles de esas características son comunes con las encontradas en los abordajes previos de los fenómenos micro y macroevolutivos, y cuáles son novedosas respecto de tales abordajes.

Programa de investigación/ Característica temporal	Genética evolutiva del desarrollo	Morfología y embriología comparadas	Eco-evo-devo
Tipo de trayectoria	Lineal*	Lineal*	-Lineal ✝ -Cíclico (acomodación genética)
Tasa de cambio	Variable*	Variable*	Uniforme (propia de los procesos microevolutivos ✝, pero explica discontinuidades)
Reversibilidad	Sí	No*	Sí (propia de la TSE ✝ + propia de la inducción ambiental)
Duración	Muy larga (macroevolutiva)*	Muy larga (macroevolutiva)*	Larga ✝, aún para los cambios macroevolutivos

Tabla V.2. Características generales de los procesos abordados por los tres programas de investigación de evo-devo analizados (genética evolutiva del desarrollo, embriología y morfología comparadas y eco-evo-devo), considerando solamente su dimensión evolutiva. Destacado (*): características en común con la extensión macroevolutiva. Destacado (✝): características en común con la TSE. Sin indicación: características novedosas respecto de los otros enfoques de la evolución.

Veamos primero qué sugieren estos resultados acerca de la integración entre microevolución y macroevolución en los dos primeros programas de investigación presentados (genética evolutiva del desarrollo y morfología y embriología comparadas). En principio, encontramos en ambos programas varias características en común con las propias de la extensión macroevolutiva de la TSE. La tasa de cambio variable, la linealidad de los procesos y su extensa duración dan cuenta del importante rol de la macroevolución en evo-devo, la cual estaría aportando el campo de fenómenos a ser explicado (en los casos analizados en este capítulo, las innovaciones, restricciones y heterocronías). En particular, en el programa de la morfología y embriología comparadas, se recuperan las cuatro características temporales propias de tales fenómenos. Sin embargo, reconocemos en el programa de la genética evolutiva del desarrollo dos diferencias importantes respecto del

enfoque de la extensión macroevolutiva. En primer lugar, la linealidad propia del enfoque histórico de la macroevolución se aplica en este programa a la evolución de entidades genético-moleculares. En segundo lugar, no encontramos aquí la irreversibilidad, una de las características fundamentales de la macroevolución dada su naturaleza histórica, sino la reversibilidad propia de la metodología utilizada para el estudio de los procesos genético-moleculares del desarrollo. En este sentido, la utilización de elementos explicativos del ámbito genético-molecular para dar cuenta de los fenómenos macroevolutivos evidencia dos supuestos de orden metodológico y epistemológico presentes en la genética evolutiva del desarrollo: cierta relación directa entre los cambios genético-moleculares y los morfológicos asumida en los procesos del desarrollo ontogenético y, a su vez, cierta congruencia entre los cambios organísmicos del desarrollo y los fenómenos macroevolutivos que se busca explicar. Estos dos supuestos parecieran estar implicados en la mencionada hipótesis de congruencia entre las causas del desarrollo y de la evolución. Con respecto al primero de esos supuestos, la continuidad asumida entre los cambios genético-moleculares y los cambios organísmicos parece reproducir la relación directa asumida entre el genotipo y el fenotipo en la genética clásica y, en gran medida, en el marco de la TSE. El nivel genético presente así una clara prioridad en las explicaciones de los cambios fenotípicos. A su vez, los cambios fenotípicos estudiados son cambios macroevolutivos (innovaciones). Por lo cual la continuidad entre los cambios genéticos y fenotípicos implica asumir también la prioridad de los cambios genéticos en la explicación de los procesos macroevolutivos.

Asimismo, podríamos afirmar que el primero de esos supuestos no se encontraría presente en el programa de la embriología y morfología comparadas, ya que en éste se incorporan más niveles de organización entre el genético-molecular y el organísmico para explicar los mecanismos del desarrollo relacionados con procesos evolutivos. Sin embargo, con respecto al segundo supuesto, sí podría vislumbrarse en este programa cierta continuidad entre los procesos organísmicos y los macroevolutivos. Más específicamente, como surge del análisis realizado (particularmente, de las restricciones), los patrones macroevolutivos se explicarían por la persistencia de determinados mecanismos de desarrollo generación tras generación, a lo largo de una gran extensión temporal

(macroevolutiva). De esta manera, los mecanismos del desarrollo explicarían los patrones macroevolutivos.

Por otra parte, pasando a las características temporales presentes en el programa de la eco-evo-devo, encontramos, a diferencia de lo hallado en los dos programas de investigación anteriores, varias características en común con el enfoque de la TSE, además de varias características novedosas. En primer lugar, una de las principales diferencias respecto de los dos programas anteriores es la uniformidad de la tasa de cambio que parece considerarse en la eco-evo-devo. Esta característica resulta particularmente notoria dado que ha sido una de las principales diferencias entre la concepción de la evolución de la extensión macroevolutiva y la TSE. Otras características vinculadas con la temporalidad propia de la TSE que se recuperan en la eco-evo-devo son la reversibilidad y linealidad de los procesos estudiados. A su vez, la eco-evo-devo, se propone explicar también, fenómenos macroevolutivos, desde una perspectiva diferente a la de los otros dos programas de la evo-devo analizados, considerando una dinámica de cambio similar a la de la microevolución. La recuperación aquí de varias características propias del estudio de la microevolución tal como fue abordada en el marco de la TSE expresa la consideración de cierta continuidad entre los cambios microevolutivos, que ocurren a escala poblacional, y los fenómenos macroevolutivos. Si bien este esquema se complejiza al incorporar nuevos mecanismos involucrados en el origen de variabilidad y en la evolución (inducción ambiental, plasticidad fenotípica, acomodación genética), éstos parecerían intervenir más bien en procesos poblacionales. Así, la presencia en la eco-evo-devo de características temporales en común con la TSE pareciera expresar cierta continuidad explicativa entre los procesos microevolutivos y los cambios macroevolutivos.

Sin embargo, cabe destacar que también encontramos en la eco-evo-devo, como señalamos en la Tabla V.2, importantes novedades en las características temporales presentes, tanto respecto de la TSE como de la extensión macroevolutiva. Una consideración novedosa es el 'acortamiento' de la duración requerida para los cambios evolutivos (particularmente, macroevolutivos) a partir de la incorporación de la inducción ambiental y la plasticidad fenotípica. En conclusión, la estrategia que se propone desde la eco-evo-devo para la integración entre el desarrollo ontogenético, la macroevolución y la microevolución involucra la recuperación de varios elementos propios de la TSE,

incluyendo cierta continuidad explicativa entre los mecanismos microevolutivos y los cambios macroevolutivos, y también la introducción de elementos novedosos, principalmente vinculados con nuevos mecanismos de origen de la variabilidad fenotípica, y evolutivos.

En conclusión, el análisis de las características temporales recuperadas en los diferentes programas de investigación de evo-devo ha brindado elementos para indagar en qué medida y de qué manera se integran en ellos enfoques previos de la evolución y del desarrollo ontogenético de los organismos. Esta exploración nos permitió dar cuenta de algunas de las novedades presentes en estas propuestas y de la recuperación de diferentes elementos propios de cada uno de esos abordajes, así como de algunas de las estrategias involucradas en tal integración. En términos generales, hemos reconocido las estrategias de asumir: cierta continuidad explicativa entre el ámbito organísmico y el macroevolutivo en los dos principales programas de investigación de evo-devo; la continuidad entre los cambios fenotípicos y los genético-moleculares en el programa de la genética evolutiva del desarrollo; y también cierta continuidad entre los ámbitos micro y macroevolutivo en la eco-evo-devo. En el próximo y último capítulo retomaremos los resultados obtenidos a partir de los diferentes temas analizados lo largo de la Tesis y profundizaremos las conclusiones acerca de las estrategias y características de la integración de diferentes enfoques y subdisciplinas en la evo-devo.

Capítulo VI. Conclusiones y apuntes finales

Recordemos que el objetivo principal que guió la presente Tesis fue el de indagar en qué medida y de qué manera se integran en evo-devo diferentes enfoques y subdisciplinas biológicas. Con este fin, analizamos cuatro temáticas diferentes: la incorporación de un enfoque complejizante en este campo de estudio, los nuevos roles del ambiente, los vínculos planteados entre causas próximas y últimas, y la temporalidad de los procesos estudiados desde la evo-devo. Además, reconocimos desde el comienzo de nuestra investigación, una gran diversidad de enfoques en el campo de la evo-devo y optamos por analizar los diferentes programas de investigación presentados, lo cual nos permitió brindar un panorama amplio de la diversidad y complejidad de este campo de estudio. A los fines de obtener algunas conclusiones generales a partir de los temas analizados, en primer lugar, resumiremos los principales resultados obtenidos en cada capítulo (sección VI.1). En segundo lugar, examinaremos en conjunto esos resultados con el objetivo de brindar una caracterización global de la evo-devo como campo complejizante (sección VI.2). En tercer lugar, profundizaremos en las estrategias integradoras implementadas en los diferentes programas de investigación de evo-devo mediante el análisis de los resultados obtenidos a la luz de los modelos de relaciones subdisciplinares que hemos presentado en la Introducción de la Tesis (sección VI.3). Por último, finalizaremos con algunos apuntes finales y perspectivas que surgen a partir del trabajo realizado (sección VI.4).

VI.1. Resumen y recapitulación de los principales resultados obtenidos

En primer lugar, a partir del análisis desarrollado en el Capítulo II, encontramos diversos elementos complejizantes en evo-devo, no sólo en las propuestas más novedosas (tales como las de herencia epigenética y la eco-evo-devo), sino también (aunque en menor medida) en el propio programa de la genética evolutiva del desarrollo. Algunas de esas características complejizantes consistieron en la integración de diversos elementos, tales como: la incorporación del estudio de las estructuras y su historia en las explicaciones propuestas en los diversos programas de investigación de la evo-devo; la vinculación de procesos biológicos con características temporales diferentes; la combinación de leyes

generales y particularidades de los procesos biológicos en diferentes organismos; y cierta integración de los organismos con su ambiente en el estudio de la evolución y del desarrollo en algunos de los programas de investigación analizados. También señalamos allí cambios epistémicos importantes en los propios conceptos de herencia, desarrollo y evolución que surgen en algunos programas de investigación. Como balance general de este capítulo, concluimos que diversas propuestas dentro de la evo-devo están logrando avanzar efectivamente en la implementación de un enfoque complejizante (en los términos aquí asumidos), generando de este modo importantes cambios epistémicos en el estudio de la evolución biológica.

En el Capítulo III, profundizamos en uno de los tópicos a través de los cuales se complejiza el estudio de la evolución: las implicancias evolutivas de las relaciones entre los organismos y su ambiente. Encontramos que tales relaciones no han sido prácticamente abordadas desde los primeros programas de la evo-devo (exceptuando el de la epigenética), pero que sí han tenido roles importantes en la eco-evo-devo. Hemos visto que algunos de esos nuevos roles del ambiente se expresan en 'nuevos' mecanismos propuestos, tales como la inducción ambiental y la construcción de nicho. Asimismo, indagamos en este capítulo la re-valorización de la simbiosis en el marco de la eco-evo-devo, y encontramos que este fenómeno también se incorpora como un mecanismo que genera variabilidad heredable. Sin embargo, la novedad fundamental que ha implicado la introducción de la simbiosis es la propuesta de nuevas entidades (los superorganismos) en la evolución, las cuales funcionarían como unidades de selección. Estos nuevos mecanismos y entidades constituyen a su vez ítems epistémicos que generan puentes e interconexiones entre las diferentes subdisciplinas vinculada en la eco-evo-devo.

Continuando con nuestro recorrido, en el Capítulo IV abordamos la pregunta referente a la integración de causas próximas y últimas en evo-devo mediante un análisis más profundo de los mecanismos estudiados en los diferentes programas de investigación. Para ello nos centramos en la caracterización de algunos de los mecanismos propios de la evo-devo como evolutivos (causas últimas) y/o que originan variabilidad *de novo* (un tipo de causa próxima). Encontramos que los diferentes programas de investigación de la evo-devo incorporan nuevos mecanismos respecto de los considerados en la TSE. Con respecto a la integración de ambos tipos de mecanismos, nos centramos en aquellos que pudieran

presentar ambas funciones, es decir, dar origen a nuevas variantes y modificar la frecuencia de variantes. De los mecanismos analizados, encontramos que solamente la inducción ambiental (estudiada en los programas de investigación de la epigenética y, principalmente, en la eco-evo-devo) podía presentar ese doble rol. A su vez, esos dos programas parecen ser los que presentan, en mayor medida, cambios epistémicos respecto de algunos de los principales supuestos de la TSE. En particular, encontramos que en ellos se plantea una continuidad de tipo transformacional entre los cambios que ocurren durante el desarrollo de los organismos y los cambios evolutivos. También hallamos, mediante el análisis de mecanismos propios de la morfología y embriología comparadas, cierta continuidad entre los cambios del desarrollo y los macroevolutivos en ese programa de investigación. Profundizamos en estas continuidades en el Capítulo V, a partir del análisis de las características temporales de los procesos abordados en la evo-devo.

Finalmente, en el Capítulo V, identificamos las características temporales propias de los procesos del desarrollo, micro y macroevolutivos que son recuperadas en los diferentes programas de investigación de la evo-devo. Esto nos permitió explorar la manera en que se integran campos de estudio que han abordado procesos biológicos con características temporales marcadamente diferentes. Además de los elementos novedosos descriptos en ese capítulo, hemos reconocido algunas estrategias involucradas en la integración de diferentes campos de estudio en los distintos programas de evo-devo. En ese sentido, encontramos que dos de los programas de investigación principales (genética evolutiva del desarrollo y embriología y morfología comparadas) recuperan varias características propias de la macroevolución, asumiendo cierta continuidad entre los cambios macroevolutivos y los correspondientes al desarrollo de los organismos. En primer lugar, en el caso de la morfología y embriología comparadas, los patrones macroevolutivos se explicarían mediante mecanismos del desarrollo. En segundo lugar, encontramos que en el programa de la genética evolutiva del desarrollo se asume además cierta relación directa entre los cambios genético-moleculares y los organísmicos, otorgando así prioridad al nivel genético-molecular en la explicación de los cambios macroevolutivos. Por otra parte, encontramos en el programa de la eco-evo-devo cierta continuidad explicativa entre los cambios microevolutivos y los macroevolutivos, así como la introducción de elementos novedosos respecto de los demás abordajes de la evolución. En resumen, este panorama

parece mostrar la presencia de una diversidad de estrategias de integración en los diferentes programas de investigación de la evo-devo. Retomaremos el análisis de estas estrategias en la sección VI.3. Antes de ello, presentaremos un análisis global de los resultados obtenidos respecto de la evo-devo como campo complejizante e integrador.

VI. 2. Análisis global de los resultados: la evo-devo como campo complejizante e integrador

A través de diversos tópicos e ítems epistémicos, hemos indagado de qué manera la evo-devo busca integrar diferentes subdisciplinas, aportando notables novedades epistémicas, e implementando un enfoque complejizante de la evolución biológica. Hemos descrito a lo largo de este recorrido ejemplos de la integración de elementos de la biología del desarrollo, la microevolución (en particular, de la genética de poblaciones), la macroevolución (incluyendo elementos propios de la paleontología y la morfología) y también la ecología. En conjunto, los resultados obtenidos respecto de los diferentes tópicos analizados, muestran una gran diversidad de formas en las cuales diferentes programas de investigación de evo-devo buscan la integración de distintos campos de estudio y plantean cambios epistémicos respecto de enfoques previos de estudio de la evolución. Veamos qué podemos concluir a partir de una consideración global de estos resultados.

En términos generales, nuestro análisis parece mostrar un gradiente de complejización, cambios epistémicos, e implementación de un enfoque integrador en los diferentes programas de investigación, encontrándose estas características en menor medida en la genética evolutiva del desarrollo, y mayormente presentes en la eco-evo-devo. Este gradiente puede apreciarse en la Tabla VI.1, en la cual representamos de manera comparativa en qué medida se incorporan las características analizadas en los diferentes capítulos de la Tesis en cada programa de investigación de evo-devo. Así, la eco-evo-devo, parece ser el programa que en mayor medida incorpora características complejas, el estudio de las relaciones de los organismos con su ambiente, integra mecanismos próximos y últimos (considerando en este caso como mayor integración el abordaje de mecanismos que puedan cumplir ambos roles), e integra las temporalidades propias de los procesos de desarrollo, micro y macroevolutivas. En consonancia con ese lugar en la Tabla VI.1, la eco-

evo-devo es el programa que parece cuestionar en mayor medida varios de los principios de la TSE y presentar mayores cambios epistémicos respecto de ese abordaje. En contraposición, la genética evolutiva del desarrollo se encontraría en el extremo opuesto, dado que presenta el menor grado de incorporación de esos elementos complejizantes e integradores. Asimismo, la epigenética se encontraría en este gradiente más cercana a la eco-evo-devo (debido a los elementos en común que presentan ambos programas de investigación, como hemos desarrollado a lo largo de la Tesis), mientras que el programa de la morfología y embriología comparadas pareciera tener más elementos en común con la genética evolutiva del desarrollo que con los otros programas de investigación.

Programa de investigación/ Características analizadas	**Genética evolutiva del desarrollo**	**Morfología y Embriología comparadas**	**Epigenética**	**Eco-evo-devo**
Incorpora elementos complejizantes	++	+++	++++	+++++
Amplia los roles del ambiente en relación con los organismos	+	+	++	+++
Integra mecanismos próximos y últimos	+	+	++	++
Integra las temporalidades ontogenética, microevolutiva y macroevolutiva	++	++	+++	

Tabla VI.1. En esta tabla comparamos de manera cualitativa y comparativa en qué medida los diferentes programas de investigación de la evo-devo presentan los elementos integradores y complejizantes analizados a lo largo de cada capítulo de la Tesis (mayor número de signos + representan una mayor incorporación de estos elementos respecto de los otros programas de investigación analizados). Con respecto a los elementos complejizantes, la comparación de basó en la cantidad de elementos incorporados en cada programa. En el caso de la ampliación de los roles del ambiente, un mayor número de signos + representa una mayor cantidad de roles considerados. Con respecto a la integración de mecanismos próximos y últimos, diferenciamos entre las propuestas que otorgan uno de ambos roles a los mecanismos abordados (+) y aquellas en las cuales los mecanismos pueden tener ambos roles (++). Por último, en el caso de la integración de diferentes temporalidades, indicamos con (++) a aquellos programas en los cuales la

microevolución prácticamente no es abordada, y con (+++) a los programas en los cuales las tres temporalidades se ven representadas.

A partir de los resultados resumidos en la Tabla VI.1, consideramos que la integración en evo-devo presenta un panorama diverso y complejo, que no parece adecuado describir sencillamente como un intento de reducción de la evolución a un enfoque genético-molecular. Los elementos que hemos explorado parecieran señalar que algunas de las propuestas integradoras de la evo-devo efectivamente han implicado el diálogo entre lo que tradicionalmente han sido consideradas como 'dos biologías', con objetivos, metodologías y estándares explicativos diferentes. Si bien todas las propuestas analizadas presentan limitaciones en torno a tal integración, la diversidad encontrada no pareciera condecirse con un objetivo simple de reducción y unificación de teorías o subdisciplinas. Por el contrario, estas propuestas de integración han implicado en principio un mayor pluralismo al poner de relieve más aspectos de los fenómenos evolutivos, e incorporar más variables y factores en el estudio de la evolución.

En este sentido, la exploración de la integración mediante diversos tópicos e interconexiones nos permitió dar cuenta de manera más abarcadora y precisa de este panorama en el cual los distintos programas de investigación de evo-devo vinculan e integran subdisciplinas de diversas maneras y en diferente medida. Consideramos que este tipo de análisis nos permitió recuperar más adecuadamente la complejidad propia de estas nuevas propuestas y la diversidad de estrategias integradoras implementadas. Indagaremos a continuación estas estrategias a la luz de los modelos de relaciones subdisciplinares que hemos presentado en la Introducción de la Tesis.

VI.3. La diversidad de estrategias integradoras en evo-devo: rupturas y continuidades. La integración mediante mecanismos y elementos reductivos

Nos explayaremos aquí en el análisis de las estrategias integradoras entre diferentes subdisciplinas en la evo-devo. Para ello retomaremos algunos elementos de las propuestas filosóficas presentadas en la introducción general de la Tesis. Antes de comenzar, es necesario destacar la gran diversidad de estrategias integradoras encontradas en los diferentes programas de investigación de evo-devo. Es por ello que analizaremos, en

primer lugar, las estrategias generales halladas en cada programa. En segundo lugar, profundizaremos específicamente en las interconexiones que se establecen mediante mecanismos en las diferentes propuestas, dada la importancia que los mismos han presentado en nuestro análisis.

Comenzando con el programa de la genética evolutiva del desarrollo, a partir de los diferentes elementos indagados a lo largo de la Tesis, hallamos, en primer lugar, que se plantea cierta continuidad entre los cambios del desarrollo ontogenético de los organismos y los cambios macroevolutivos que se busca investigar. A su vez, se asume en este programa una clara prioridad de los cambios genético-moleculares para explicar los cambios morfológicos estudiados. Así, la estrategia de integración que se implementa en este programa expresa un supuesto reductivo: los cambios macroevolutivos se explican mediante mecanismos propios de niveles inferiores, en particular, del nivel genético-molecular. Encontramos entonces la reducción explicativa de los fenómenos macroevolutivos a mecanismos genético-moleculares como estrategia involucrada en la integración entre la macroevolución y la biología del desarrollo[143]. A su vez, con respecto a la microevolución, aunque en algunos casos se asume que los cambios ontogenéticos habrían sido seleccionados en las poblaciones, este ámbito prácticamente no es tratado en los trabajos del área. En este sentido, la microevolución parece quedar, en gran medida, 'por fuera' de la integración propuesta en este programa de investigación.

En segundo lugar, en el caso de la morfología y embriología comparadas, encontramos que los patrones macroevolutivos también se explican mediante mecanismos del desarrollo. Esta estrategia parece coincidir con la propuesta de estudio de las innovaciones como 'problemas agenda', la cual hemos descrito en la Introducción de la Tesis (Love 2008 y 2010). Recordemos brevemente que Love plantea qué tipo de aportes podrían realizar diferentes subdisciplinas al estudio de las innovaciones. En esta propuesta, la paleontología, la morfología y la biología del desarrollo comparada contribuirían a establecer y caracterizar patrones macroevolutivos referidos a las innovaciones, mientras que la genética del desarrollo y la biología molecular (además de otras subdisciplinas) contribuirían a explicar los mecanismos involucrados en los procesos que originan

[143] Si bien es posible que el reduccionismo ontológico también esté jugando un rol en estas estrategias reductivas, nos limitaremos aquí al análisis de la dimensión epistemológica de las mismas.

variaciones fenotípicas durante el desarrollo. Love presenta esta asignación como una partición de 'responsabilidades explicativas' entre subdisciplinas, mediante la cual se identifican las diferentes contribuciones subdisciplinares al estudio de ese problema, rechazando que alguna de las subdisciplinas o estilos explicativos sea fundamental o principal. En este sentido, el autor presenta su propuesta como anti-reduccionista desde el punto de vista explicativo[144]. De manera similar a la propuesta de Love para el estudio de las innovaciones, hemos encontrado que los patrones macroevolutivos estudiados desde la morfología y embriología comparadas (específicamente, en el caso de las restricciones y heterocronías que hemos analizado) se explican mediante mecanismos del desarrollo. Acerca de esta asignación de roles subdisciplinares, cabe mencionar la similitud que ésta presenta respecto de la relación planteada en el marco de la TSE entre la genética de poblaciones por una parte, y la paleontología y la morfología por otra: mientras que éstas últimas subdisciplinas aportaban los patrones y fenómenos a ser indagados, la genética de poblaciones contribuiría con los mecanismos que explicarían tales patrones. En ese marco, tal asignación de roles subdisciplinares implicó una clara prioridad de la genética de poblaciones respecto de aquellas subdisciplinas. En el contexto del programa de la morfología y embriología comparadas de la evo-devo, la explicación de patrones macroevolutivos mediante mecanismos del desarrollo también plantea, en principio, la prioridad en términos explicativos de la biología del desarrollo respecto de la paleontología y la morfología. Dado que la macroevolución pareciera aportar aquí principalmente los fenómenos a ser explicados, mientras que la biología del desarrollo aporta los mecanismos mediante los cuales se explican esos fenómenos, la relación entre ambos campos parecería corresponder también a una reducción explicativa, al igual que en el caso de la genética evolutiva del desarrollo. Sin embargo, a diferencia de lo que ocurre en este último programa, sí parece considerarse en el caso de la morfología y embriología comparadas, una visión jerárquica del desarrollo ontogenético, incorporando el estudio de varios niveles de organización. Por último, el campo de la microevolución tampoco es mayormente abordado en este programa de investigación, quedando así prácticamente por fuera de la integración propuesta.

[144] Cabe aclarar que en este modelo el anti-reduccionismo explicativo planteado no implica un compromiso anti-reduccionista respecto de los aspectos metafísicos (ontológicos) implicados.

Por otra parte, la eco-evo-devo y la epigenética presentan, como elemento en común, un enfoque jerárquico del desarrollo, complejizando así la relación entre el genotipo y el fenotipo de los organismos. En este sentido, estos programas parecen romper en gran medida con la prioridad dada al nivel genético-molecular en otros enfoques. En particular, la epigenética se ha centrado principalmente en el estudio de múltiples procesos del desarrollo, y de la herencia de los cambios que ocurren a los organismos durante tales procesos. La reivindicación de los diversos mecanismos que originan variabilidad heredable y de nuevas formas de herencia en este programa expresan la ruptura respecto de la visión gen-centrista de la herencia y la evolución propias de la TSE. A su vez, mientras que la epigenética ha destacado principalmente el vínculo entre los procesos del desarrollo y la herencia, el programa de la eco-evo-devo profundizó en las implicancias de estos cambios y nuevos mecanismos en los procesos micro y macroevolutivos. En este programa de investigación, la integración del desarrollo, la micro y la macroevolución presenta características diversas y complejas. Presentaremos aquí un panorama general de las estrategias integradoras identificadas, para profundizar en el párrafo siguiente en los ítems específicos mediante los cuales se han vinculado los diferentes campos de estudio. En primer lugar, encontramos que la integración entre desarrollo y microevolución se expresa mediante la consideración de varios mecanismos, tales como la inducción ambiental, la plasticidad fenotípica y la acomodación genética[145]. Además, hemos identificado en el capítulo anterior que se replica aquí la concepción básica de la dinámica de cambio evolutivo propia de la microevolución (esto es, centrada en la selección de variantes en las poblaciones). Sin embargo, a partir de ese esquema y sumando nuevos mecanismos del desarrollo y microevolutivos, se propone explicar también el origen de innovaciones y nuevas especies, esto es, cambios macroevolutivos. Por lo tanto aparece aquí nuevamente un tipo de vínculo entre micro y macroevolución similar al propio de la TSE, en el cual los cambios macroevolutivos se explican a partir de mecanismos microevolutivos. Este esquema contrasta con el de las propuestas macroevolutivas de la década de 1970, las cuales reivindicaron la búsqueda de mecanismos y modelos propios del ámbito macroevolutivo. En resumen, la epigenética y la eco-evo-devo proponen importantes cambios epistémicos: nuevas formas de herencia, nuevos mecanismos evolutivos, y una

[145] Profundizaremos en este aspecto más adelante en la presente sección.

visión jerárquica y compleja del desarrollo ontogenético, cuestionándose así la prioridad dada al nivel genético-molecular en la TSE. Sin embargo, el rol de la macroevolución no parece modificarse respecto del asignado en ese marco teórico. La microevolución y el desarrollo parecen entonces aportar los mecanismos principales para la explicación de los procesos macroevolutivos.

Presentadas las estrategias de integración generales identificadas en cada programa de investigación, profundizaremos en el rol de uno de los principales ítems epistémicos que han surgido a lo largo de la Tesis como fundamentales en la integración de diferentes campos de estudio en la evo-devo: los nuevos mecanismos estudiados en diferentes programas de investigación. A los fines de profundizar en el análisis específico de los principales mecanismos que hemos indagado, retomaremos la propuesta de Darden (2005), la cual ha sido descrita en la Introducción de la Tesis. Recordemos brevemente que, en una línea similar a la de las nociones descomposicionales de mecanismos, esa autora se basó en el análisis de las entidades y su organización temporal en los mecanismos abordados por diferentes subdisciplinas. Darden encontró, en el caso de la genética clásica y la biología molecular, que los mecanismos de ambas subdisciplinas actuarían en forma integrada y de manera secuencial en la producción de un mismo fenómeno (la herencia), vinculándose así en la explicación del mismo. De esta manera, ambas subdisciplinas se integrarían a través de los mecanismos que aborda cada una de ellas. Veamos qué elementos de esta propuesta pueden contribuir al análisis de la integración mediante mecanismos en los casos que hemos analizado en la presente Tesis.

En primer lugar, uno de los principales mecanismos que han surgido a lo largo de nuestro análisis, que es abordado tanto desde la epigenética como desde la eco-evo-devo, es la inducción ambiental. Recordemos que este mecanismo también presenta un rol importante en la integración de causas próximas y últimas en evo-devo dado que puede presentar un rol dual, esto es, como mecanismo próximo (que origina variabilidad biológica) y último (que moldea la variabilidad) (Capítulo IV). Centrándonos en las entidades y su organización temporal en este mecanismo, hallamos que la inducción ambiental plantea cierta continuidad entre los procesos que ocurren en diferentes niveles de organización y diferentes escalas temporales. Como desarrollamos en el Capítulo IV, la acción de este mecanismo implica una continuidad de tipo transformacional entre los

cambios que ocurren en los organismos (y niveles infra-organísmicos) y aquellos que ocurren a las poblaciones, dado que pueden actuar sobre varios organismos simultáneamente y generar cambios en paralelo en todos ellos. Se originan así cambios poblacionales de manera transformacional, planteándose cierta continuidad entre los procesos del desarrollo que involucran a los organismos individuales y los procesos microevolutivos. Al mismo tiempo, esta perspectiva implica también la continuidad temporal entre ambos tipos de procesos, al considerar que los cambios que ocurren a los organismos durante su vida pueden ser heredables y constituir a la vez cambios evolutivos[146]. Así, mediante el mecanismo de inducción ambiental (y otros mecanismos epigenéticos), la eco-evo-devo y la epigenética plantean la continuidad espacial y temporal entre procesos del desarrollo y procesos microevolutivos como estrategia integradora de ambos campos de estudio. A su vez, este elemento complementa el análisis de las estrategias implementadas en la eco-evo-devo que hemos recuperado más arriba: además de cierta continuidad explicativa entre procesos micro y macroevolutivos, se plantea en este programa una continuidad de tipo transformacional entre procesos del desarrollo y microevolutivos a partir del mecanismo de inducción ambiental.

Además, con respecto al mecanismo de inducción ambiental, cabe recordar también que, dado su doble rol (como mecanismo que origina variabilidad *de novo* y como mecanismo evolutivo), expresa la integración de causas próximas y últimas en la eco-evo-devo y también en el programa de la epigenética (Capítulo IV). Asimismo, cabe recordar aquí que no hallamos otros mecanismos que presentaran un doble rol en los demás programas de investigación de evo-devo analizados (genética evolutiva del desarrollo y morfología y embriología comparadas)[147]. En esos programas, si bien se incorporan nuevos

[146] Esta continuidad se vincula con el rol dual de la inducción ambiental como mecanismo que origina nuevas variantes y que también puede modificar las frecuencias poblacionales de esas variantes.

[147] Cabe hacer aquí una aclaración respecto de esta interpretación de la integración de causas próximas y últimas mediante la caracterización de los mecanismos. Hemos considerado como un mayor grado de integración el hecho de que un mecanismo pueda presentar tanto el rol de originar variabilidad como de modificar las frecuencias de variantes. Sin embargo, también podría plantearse que aun en situaciones en las cuales diferentes mecanismos presentan cada uno de esos roles, tales mecanismos se encontrarían también vinculados en la explicación del cambio evolutivo, dado que debe haber variabilidad (generada por mecanismos próximos) para que los mecanismos últimos puedan actuar sobre ella. Ambos mecanismos se encontrarían así integrados de alguna manera al actuar 'secuencialmente' en la explicación del cambio evolutivo. Sin embargo, en el caso de la TSE, tal situación no fue considerada como un tipo de integración entre mecanismos próximos y últimos, tal como fue expresado por Mayr al plantear esa distinción. En ese

mecanismos en el estudio de la evolución y el desarrollo, la integración entre los diferentes campos se lograría más bien mediante las estrategias que hemos puntualizado en el comienzo de esta sección. De esta manera, el análisis de los mecanismos como ítems epistémicos a partir de los cuales se vinculan causas próximas y últimas en evo-devo también contribuyó a la caracterización de las estrategias de integración entre diferentes subdisciplinas en los distintos programas de investigación.

Asimismo, profundizaremos en otros dos mecanismos propios de la eco-evo-devo que han tenido un papel importante en la integración de diferentes subdisciplinas: la construcción de nicho y la simbiosis. En primer lugar, a partir de los elementos planteados por Darden, podemos puntualizar varias características respecto de la integración entre desarrollo, ecología y evolución que se da en la TCN a través de la incorporación de la construcción de nicho como un mecanismo evolutivo en interacción con la selección natural. Con respecto a las entidades y niveles involucrados en el mecanismo de construcción de nicho, éstos parecieran coincidir, en términos generales, con aquellos involucrados en los procesos de selección natural: la población como la entidad que evoluciona (unidad de evolución) y los organismos o genes como entidades blanco del mecanismo evolutivo (equivalente a la unidad de selección) (Laland y Sterelny 20[06).] A su vez, con respecto a la relación temporal entre los dos mecanismos, éstos actuarían simultáneamente, lo cual posibilita su interacción y su estudio conjunto, en un mismo modelo explicativo. La TCN integra así dos mecanismos (construcción de nicho y selección natural) en la explicación del cambio evolutivo. Sin embargo, encontramos que en esta propuesta la construcción de nicho se incorpora a los modelos propios de la genética de poblaciones. Así, esta última subdisciplina, parece tener un rol prioritario en la integración, dado que proporciona los modelos a los cuales se incorpora el nuevo mecanismo. Además, al integrarse la construcción de nicho con la genética de poblaciones, continúan prevaleciendo algunas de las características propias de la TSE más criticadas actualmente: el centrismo del gen, en particular, el estudio de la evolución centrado en el cambio de frecuencias génicas de las poblaciones. Estos elementos marcan entonces ciertos límites de la integración en este

---

marco teórico, el estudio de los mecanismos próximos, más allá del reconocimiento de su rol fundamental en los procesos evolutivos, fue separado del estudio de la evolución. Es por ello que la propuesta en evo-devo de un mecanismo que pueda cumplir ambos roles implica un cambio importante respecto de la TSE, y puede considerarse como un paso hacia la integración de causas próximas y últimas.

marco, así como un rol prioritario de la genética de poblaciones respecto de las otras subdisciplinas integradas.

Por otra parte, pasando al estudio de la simbiosis en el marco de la eco-evo-devo, encontramos que este fenómeno también se incorpora como un mecanismo que genera variabilidad heredable y evolutivamente relevante. Sin embargo, se destacan en este caso los cambios ontológicos que surgen de las investigaciones acerca de la simbiosis, principalmente, la consideración de nuevas entidades (los superorganismos) en el estudio de la evolución. Además, estas nuevas entidades son consideradas como unidades de selección. Como mencionamos en la Introducción de la Tesis, la integración entre subdisciplinas a través de elementos ontológicos ha sido considerada por algunos autores (Darden y Maull 1977, Darden 1991, Grantham 2004). Típicamente, las teorías de un campo especifican una ontología (entidades, propiedades y procesos) y explican eventos en términos de esa ontología. Más específicamente, se han señalado diversos tipos de relaciones entre ontologías de diferentes campos, las cuales contribuirían a su interconexión e integración. Darden (1991) clasificó las posibles relaciones ontológicas entre las entidades o procesos de diferentes campos en cuatro clases: relaciones de tipo parte-todo (tal como la relación entre genes y cromosomas que proveyó las bases para la integración de la citología y la genética), las relaciones de tipo estructura-función (como las que se establecen entre la biología celular y la bioquímica al dilucidar la estructura físico-química y función de las moléculas y estructuras celulares), relaciones de identidad entre entidades de diferentes campos (por ejemplo, la identificación del gen como entidad teórica con cierta estructura química, la cual constituyó un vínculo entre la genética y la bioquímica) y relaciones causales (la propuesta de un factor causal subyacente a una entidad o proceso de otro campo, por ejemplo, los genes como causa de los caracteres o del desarrollo, lo cual constituiría un vínculo entre la genética y la embriología). Sin embargo, el caso que hemos analizado pareciera tener características diferentes a estos tipos de interrelaciones, ya que de la integración del estudio de la ecología, el desarrollo ontogenético y la evolución (entre otras áreas) surge la propuesta de una nueva entidad (el superorganismo). Además, hemos señalado ciertos límites de esta integración, dado que la importancia de la simbiosis parece basarse en sus ventajas selectivas (Capítulo III). En este sentido, la simbiosis parece abordarse con un enfoque microevolutivo, sin profundizarse en

sus posibles roles en la macroevolución, los cuales habían sido destacados en importantes propuestas previas (tales como la de Margulis).

En resumen, encontramos en evo-devo una gran diversidad de estrategias mediante las cuales se vinculan e integran diferentes campos de estudio. Resumimos las principales estrategias encontradas en los diferentes programas de investigación de evo-devo en las Tablas VI.2 y VI.3.

<table>
<tr><th>Programa de investigación/

Campo de estudio integrado</th><th>Genética evolutiva del desarrollo</th><th>Morfología y embriología comparadas</th></tr>
<tr><td>Microevolución</td><td colspan="2">No es mayormente integrada en estos programas (se asume en algunos casos la selección de los cambios organísmicos)</td></tr>
<tr><td>Desarrollo</td><td rowspan="2">Los mecanismos del desarrollo explican los procesos macroevolutivos + prioridad del nivel genético-molecular
↓
Los cambios genético-moleculares del desarrollo explican los cambios macroevolutivos</td><td rowspan="2">Los mecanismos del desarrollo explican los fenómenos macroevolutivos: prioridad explicativa del desarrollo respecto de la macroevolución</td></tr>
<tr><td>Macroevolución</td></tr>
</table>

Tabla VI.2. Principales estrategias integradores halladas en los programas de investigación de la genética evolutiva del desarrollo y la morfología y embriología comparadas.

Programa de investigación/ **Campo de estudio integrado**	**Eco-evo-devo y epigenética**
Microevolución	-Nuevos mecanismos que generan continuidad transformacional entre el desarrollo y la microevolución (inducción ambiental y mecanismos epigenéticos) -Mecanismo con un doble rol (evolutivo y que origina variabilidad *de novo*): inducción ambiental -En la eco-evo-devo, además: otros mecanismos que complementan el rol de la selección natural (construcción de nicho y simbiosis) + nuevas entidades (superorganismos)
Desarrollo	
Macroevolución	Los fenómenos macroevolutivos se explican a partir de mecanismos del desarrollo y microevolutivos

Tabla VI.3. Principales estrategias integradores halladas en los programas de investigación de la epigenética y la eco-evo-devo.

En síntesis, mediante las estrategias resumidas en las Tablas VI.2 y VI.3 (y con las limitaciones que hemos señalado), los diferentes programas de investigación de la evo-devo integran el estudio de diversos procesos del desarrollo y evolutivos, involucrando diferentes tipos de interconexiones entre esos campos de estudio. Además, los mecanismos parecen tener un importante rol como ítems epistémicos en esa integración. Para finalizar esta sección, mencionaremos algunas características generales relativas a la integración de diferentes campos de estudio en la evo-devo.

En primer lugar, cabe destacar que las diversas estrategias integradoras identificadas parecen indicar que la integración propuesta en los diferentes programas de investigación de la evo-devo es de carácter local. En este sentido, aun en el caso de las estrategias reductivas que parecen vislumbrarse, éstas no presentarían una pretensión de reducción general de alguno de los campos de estudio involucrados. Así, más allá de la identificación de ciertas estrategias reductivas, la integración dada en la evo-devo no terminó por generar la unificación de las diferentes subdisciplinas vinculadas en una nueva

subdisciplina que abarque a todas ellas, ni la subsunción de teorías y conceptos propios de cada una de ellas a teorías más generales. Por el contrario, estas propuestas integradoras han propiciado la apertura de una diversidad de caminos para abordar un creciente número de preguntas, temas y problemas cada vez más específicos.

Otro elemento que cabe destacar es que las estrategias integradoras señaladas involucran a las explicaciones elaboradas en los diferentes programas de investigación de evo-devo, es decir que se trataría de interconexiones de tipo teorético entre los diferentes campos de investigación integrados. Esta observación resulta relevante en relación con las discusiones que se han suscitado en torno a la posibilidad de integrar campos de estudio que implicarían 'paradigmas explicativos' diferentes, como sucedería con la evolución y el desarrollo ontogenético. El análisis que hemos realizado apuntaría a que, más allá de los posibles vínculos entre metodologías, o la adopción de técnicas genéticas y moleculares en diversos campos de estudio, las subdisciplinas que confluyen en estas propuestas también se conectan mediante conceptos y explicaciones (principalmente, basadas en mecanismos). Además, a partir de esas interconexiones, surgen cambios epistémicos en el estudio de la evolución, la herencia, y el desarrollo de los organismos, como hemos desarrollado a lo largo de la Tesis.

En ese sentido, otro elemento que vale la pena destacar es que la constitución de la evo-devo a partir de los aportes de diferentes subdisciplinas no parece haber consistido simplemente en una sumatoria de miradas o elementos. De alguna manera, la complejidad de las interconexiones establecidas entre los diferentes campos de investigación, parece dar cuenta de intentos por generar diálogos e intercambios entre ellos. Además, los cambios epistémicos encontrados parecen expresar la generación de conocimientos que trascienden los marcos conceptuales de los enfoques previos. En este sentido, creemos que resulta acertada la referencia a la evo-devo como un verdadero campo interdisciplinar, mediante el cual se busca trascender ciertos límites subdisciplinares previamente establecidos. Así, a partir de la recuperación de antiguos problemas e interrogantes que habían sido relegados o soslayados por la TSE, y mediante la integración de diferentes elementos, en la evo-devo comenzaron a tenderse puentes entre diferentes subdisciplinas, los cuales permitieron generar una diversidad de programas de investigación y propuestas teóricas.

Por último, cabe recordar que la evo-devo constituye un campo aún en formación. En este sentido, también parece encontrarse aquí otro elemento que ha sido señalado por varios autores como propio de los campos interdisciplinares, esto es, la construcción del objeto de conocimiento durante la investigación. ¿Cuál sería el objeto de estudio de la evo-devo?, ¿cómo definir los mecanismos o los sistemas estudiados?, ¿cuáles son los criterios de adecuación explicativa propios del campo?, son algunas de las preguntas que se encuentran actualmente en discusión. Estas cuestiones no conformaron puntos de partida para la conformación de la evo-devo, ni fueron tomadas directamente de otras subdisciplinas, sino que se ha abierto un amplio campo de reflexión y discusión acerca de diversas cuestiones. En este sentido, es de esperar que en los próximos años continúen los disensos y debates, tanto respecto de estos elementos, como de las propias estrategias mediante las cuales se continúe buscando la integración de la evolución y el desarrollo ontogenético, así como de otros campos de estudio y perspectivas referentes a los seres vivos y los procesos biológicos.

VI.4. Apuntes finales y perspectivas

Al final de recorrido, el objetivo que nos hemos propuesto abordar en la presente Tesis no admitió una respuesta sencilla. Enfoques complejizantes y simplificantes, rupturas y continuidades, cambios epistémicos y elementos reductivos, promesas cumplidas y cuentas pendientes, todos estos elementos parecen encontrarse presentes en el multifacético campo de la evo-devo. La integración de la evolución y el desarrollo aparece así como un remolino, por momentos caótico, de una diversidad casi inabarcable, por momentos lleno de respuestas. Este complejo panorama parece indicar que el objetivo principal de la evo-devo ya se ha cumplido: en contraposición a las distinciones y separaciones previamente establecidas en la biología, abrir la puerta al diálogo, la discusión y la búsqueda de puntos de contacto entre diferentes visiones y formas de explorar la vida. Sin duda, la diversidad de caminos que han surgido a partir de esta búsqueda puede resultar abrumadora. Sin embargo, la propia diversidad de la vida ha sido uno de sus aspectos más estimulantes para los biólogos y el desarrollo de la biología. El reconocimiento de tal diversidad, así como de la necesidad de buscar un diálogo cada vez más genuino entre las diferentes subdisciplinas

biológicas para abordar la complejidad de lo vivo, resulta claramente un paso importante en ese desarrollo.

Por último, cabe destacar que el objetivo integrador de la evo-devo no sólo ha abarcado a diversas subdisciplinas biológicas, sino que ha implicado también el diálogo y la interacción entre la biología, la historia y la filosofía de las ciencias. A partir de los debates acerca de estas propuestas integradoras se ha generado una gran diversidad de discusiones, tanto en torno a temas específicos de la evo-devo y de la extensión de la TSE, como a cuestiones propias de la filosofía de la ciencia. En este sentido, temas tales como los de causalidad, mecanismos, estándares explicativos, reduccionismo, interdisciplinariedad, relaciones disciplinares, entre otros, han propiciado el diálogo entre científicos, filósofos e historiadores de la ciencia, contribuyendo así a traspasar los límites y las limitaciones de las propias disciplinas, y enriqueciendo a la vez la reflexión tanto 'dentro' como acerca de todas estas actividades. Consideramos que éste ha sido otro de los valiosos aportes que la evo-devo ya ha realizado al contexto actual de la biología, la historia y la filosofía de la biología.

Bibliografía

Abouheif, E., y Wray, G. A. 2002. Evolution of the gene network underlying wing polyphenism in ants. *Science*, *297*(5579), 249-252.

Abouheif, E., M. J. Favé, A. S. Ibarrarán-Viniegra, M. P. Lesoway, A. M. Rafiqi, and R. Rajakumar. 2014. Eco-Evo-Devo: The time has come. *Adv. Exp. Med. Biol.* 781, 107–125.

Adam, M., Murali, B., Glenn, N. O., y Potter, S. S. 2008. Epigenetic inheritance based evolution of antibiotic resistance in bacteria. *BMC evolutionary biology*, *8*(1), 52.

Ahl, V., y Allen, T. F. 1996. *Hierarchy theory: a vision, vocabulary, and epistemology*. Columbia University Press.

Alberch, P., S. J. Gould, G. F. Oster, y D. B Wake. 1979. Size and shape in ontogeny and phylogeny. *Paleobiology,* 5(3), 296-317.

Alberch, P., y Gale, E. A. 1985. A developmental analysis of an evolutionary trend: digital reduction in amphibians. *Evolution*, 8-23.

Alberch, P., y Blanco, M. J. 1996. Evolutionary patterns in ontogenetic transformation: from laws to regularities. *The International journal of developmental biology*, *40*(4), 845-858.

Amundson, R. 2005. The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought Roots of Evo-Devo. Cambridge: Cambridge University Press.

Ariew, A. 2003. Ernst Mayr's ultimate/proximate distinction reconsidered and reconstructed. *Biology and Philosophy*, 18(4), 553-565.

Arrieta, M. C., y Finlay, B. B. 2012. The commensal microbiota drives immune homeostasis. *Frontiers in immunology*, *3*.

Arthur, W. 2001. Developmental drive: an important determinant of the direction of phenotypic evolution. *Evolution & development,* 3(4), 271-278.

Arthur, W. 2002. The interaction between developmental bias and natural selection: from centipede segments to a general hypothesis. *Heredity*, *89*(4), 239-246.

Arthur, W. 2003. Developmental constraint and natural selection. *Evolution & development*, *5*(2), 117-118.

Arzate Mejía, R. G., Valle García, D., y Recillas Targa, F. 2011. Signaling epigenetics: novel insights on cell signaling and epigenetic regulation. *IUBMB life*, *63*(10), 881-895.

Ayala, F. J. y Arp, R. 2010. *Contemporary Debates in Philosophy of Biology*, Oxford, Wiley-Blackwell.

Azkonobieta, T. 2005. Evolución, desarrollo y (auto) organización. Un estudio sobre los principios filosóficos de la Evo-Devo. *San Sebastián: Universidad del País Vasco [Tesis Doctoral]*.

Badyaev, A. V., y Oh, K. P. 2008. Environmental induction and phenotypic retention of adaptive maternal effects. *BMC Evolutionary Biology*, *8*(1), 3.

Barros, D. B. 2008. Natural Selection as a Mechanism. *Philosophy of Science*, *75*(3), 306-322.

Basch, M. L., Bronner-Fraser M. y García-Castro M. I. 2006. Specification of the neural crest occurs during gastrulation and requires Pax7. *Nature* 441(7090), 218-222.

Beatty, J. 1994. The proximate/ultimate distinction in the multiple careers of Ernst Mayr. *Biology and Philosophy*, *9*(3), 333-356.

Bechtel W. y Hamilton, A., 2007. Reductionism, integration, and the unity of the sciences, en T. Kuipers (ed.), *Philosophy of Science: Focal Issues*, New York: Elsevier, 1-47.

Begon M, Harper J.L. y Townsend C.R. 1996. *Ecology: individuals, populations and communities*. Blackwell Sci (Versión en español de la 2da. edición)**.**

Beldade, P. y Brakefield P. M. 2003. The difficulty of agreeing about constraints. *Evolution & development 5*(2), 119-120.

Bolker, J. A. 2000. Modularity in development and why it matters to evo-devo. *American Zoologist*, *40*(5), 770-776.

Bolker, J. A. 2014. Model species in evo-devo: a philosophical perspective. *Evolution & development*, *16*(1), 49-56.

Bossdorf, O., Richards, C.L. y Pigliucci, M. 2008. Epigenetics for ecologists. *Ecology letters,* 11, 106-115.

Bowler, P. J. 2005. Revisiting the eclipse of Darwinism. *Journal of the History of Biology*, *38*(1), 19-32.

Brigandt, I. y Love, A. 2014. Reductionism in Biology, *The Stanford Encyclopedia of Philosophy* (Winter 2014 Edition), Edward N. Zalta (ed.), URL = <http://plato.stanford.edu/ archives/ win2014/entries/reduction-biology/>

Brigandt, I. 2010. Beyond reduction and pluralism: Toward an epistemology of explanatory integration in biology. *Erkenntnis*, *73*(3), 295-311.

Brucker, R. M., y Bordenstein, S. R. 2012. Speciation by symbiosis. *Trends in ecology & evolution*, *27*(8), 443-451.

Bunge, M. 1961. La metafísica, epistemología y metodología de los niveles. En Whyte, L. L., Wilson, A. G. y Wilson, D. (eds.), *Las estructuras jerárquicas*, pp. 33-46. Alianza Editorial, Madrid.

Bunge, M. 2004. *Emergencia y convergencia*. Gedisa Editorial, Barcelona.

Calcott, B. 2013. Why how and why aren't enough: more problems with Mayr's proximate-ultimate distinction. *Biology & Philosophy*, *28*(5), 767-780.

Caponi, G. 2004. El reduccionismo en la biología contemporánea. *Signos filosóficos*, 6(12), 33-62.

Caponi, G. 2008. La Biología Evolucionaria del Desarrollo como ciencia de causas remotas. *Signos Filosóficos*, X(20), 121-142.

Caponi, G. 2012. *Réquiem por el centauro. Aproximación epistemológica a la biología evolucionaria del desarrollo.* México, Centro de Estudios Filosóficos Políticos y Sociales Vicente Lombardo Toledano.

Carroll, S. B., Grenier, J. K., y Weatherbee, S. D. 2005. *From DNA to diversity: molecular genetics and the evolution of animal design*. Blackwell Publishing.

Chao, H. K., Chen, S. T., y Millstein, R. L. (eds.). 20113. *Mechanism and Causality in Biology and Economics*. Springer.

Chaturvedi, R., Huang, C., Kazmierczak, B., Schneider, T., Izaguirre, J. A., Glimm, T., ... y Alber, M. S. 2005. On multiscale approaches to three-dimensional modelling of morphogenesis. *Journal of the Royal Society interface*, *2*(3), 237-253.

Chipman, A. D., W. Arthur y M. Akam. 2004. A double segment periodicity underlies segment generation in centipede development. *Current Biology* 14(14), 1250-1255.

Churchill, F. B. 2007. Living with the biogenetic law: a reappraisal, en Laubichler M. D. y Maienschein J. 2007. *From embryology to Evo-devo: a history of developmental evolution.* The MIT Press, Cambridge, Massachusetts.

Cohn, M. J. y C. Tickle. 1999. Developmental basis of limblessness and axial patterning in snakes. *Nature 399*(6735), 474-479.

Coleman, W. 1983. *La biología en el siglo XIX. Problemas de forma, función y transformación.* Fondo de cultura económica, S. A. de C. V.

Cracraft, J. 2005. Phylogeny and evo-devo: Characters, homology, and the historical analysis of the evolution of development. *Zoology* 108, 345–356.

Craver, C. F. 2001. Role functions, mechanisms, and hierarchy. *Philosophy of Science*, 53-74.

Darden, L. 1991 *Theory Change in Science: Strategies from Mendelian Genetics.* Oxford University Press.

Darden, L. 2005. Relations among fields: Mendelian, cytological and molecular mechanisms. *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, *36*(2), 349-371.

Darden, L. 2013. Mechanisms versus causes in biology and medicine. In *Mechanism and Causality in Biology and Economics* (pp. 19-34). Springer Netherlands.

Darden, L., y Maull, N. 1977. Interfield theories. *Philosophy of Science*, 44(1), 43-64.

Darwin, C. 2005 [1859]. *El origen de las especies*. Editorial Edad S.A.

Dawkins, R. 1982. Replicators and vehicles. *Current problems in sociobiology*, *45(*64).

Day, RL, Laland KN y Odling-Smee, J. 2003. Rethinking adaptation: the niche-construction perspective. *Perspectives in Biology and Medicine*, 46(1), 80-95.

De Jong, G. 2005. Evolution of phenotypic plasticity: patterns of plasticity and the emergence of ecotypes. *New Phytologist*, *166*(1), 101-118.

Denver, R. J. 1998. Hormonal Correlates of Environmentally Induced Metamorphosis in the Western Spadefoot Toad, *Scaphiopus hammondii*. *General and comparative endocrinology* 110(3), 326-336.

Di Pasquo, F. y Folguera, G. 2009. Tres dimensiones del reduccionismo en el contexto de la teoría metabólica ecológica. *Principia: an international journal of epistemology*, *13*(1), 51-66.

Díez, J.A. y Moulines, U. 1999. Fundamentos de filosofía de la ciencia. Barcelona: Ariel. 2ª edición.

Dobzhansky, T. Ayala, FJ, Stebbins, GL, and Valentine, JW. 1977. *Evolution*. WH Freeman and Company, San Francisco.

Dupré, J. 2010. It is not possible to reduce biological explanations to explanations in chemistry and/or physics; en: Ayala, F. J. y Arp, R. (eds.) 2010. *Contemporary Debates in Philosophy of Biology*, Oxford, Wiley-Blackwell.pp. 32-47.

Eberl, G. 2010. A new vision of immunity: homeostasis of the superorganism. *Mucosal immunology*, 3(5), 450-460.

Eldredge, N. y S. J. Gould. 1972. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. En *Models in paleobiology*, ed. T.J.M. Schopf , 82-115. San Francisco: Freeman, Cooper and Company.

Endler, J. A. y McLellan, T. 1988. The processes of evolution: toward a newer synthesis. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19, 395-421.

Felsenfeld, G. 2014. A brief history of epigenetics. *Cold Spring Harbor perspectives in biology*, *6*(1), a018200.

Ferrater Mora, J. 1994. *Diccionario de filosofía.* Barcelona: Ariel Referencia.

Fischer, A. H. y Smith, J. 2012. Evo–Devo in the era of gene regulatory networks. *Integrative and comparative biology*, *52*(6), 842-849.

Folguera, G. y di Pasquo, F. 2008. La relación disciplinar entre la genética de poblaciones y la paleontología en el marco de la teoría sintética de la evolución. Episteme (Brasil).

Folguera, G. y Rendón, C. 2010. La asimetría entre los niveles de las jerarquías evolutivas y la analogía, en P. García y A. Massolo (eds.) *Epistemología e Historia de la Ciencia*, Vol.16, Facultad de Filosofía y Humanidades de la Universidad Nacional de Córdoba, pp. 219-226.

Folguera, G. y Lombardi, O. 2011. The relationship between microevolution and macroevolution, and the structure of the extended synthesis. *History and philosophy of the life sciences*, *34*(4), 539-559.

Folguera, G y Lavagnino, N. 2015 (en evaluación). The integration between functional and evolutionary biology and the promise of evo-devo.

Fox Keller, E. 2000. *Lenguaje y Vida*. Buenos Aires: Ediciones Manantial.

Fox Keller, E. F. 2010 It is possible to reduce biological explanations to explanations in Chemistry and/or Physics, en: Ayala, F. J. y Arp, R. (eds.) 2010. Contemporary Debates in Philosophy of Biology, Oxford, Wiley-Blackwell

Fusco, G. y Minelli, A. 2010. Phenotypic plasticity in development and evolution: facts and concepts. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *365*(1540), 547-556.

Galis, F., Wagner, G. P. y Jockusch, E. L. 2003. Why is limb regeneration possible in amphibians but not in reptiles, birds, and mammals?. *Evolution & development*, *5*(2), 208-220.

García, R. 2006. *Sistemas complejos. Conceptos, método y fundamentación epistemológica de la investigación interdisiciplinaria*. Editorial Gedisa. Barcelona. España.

Garfinkel, A. 1991. Reductionism. En: Boyd, R., Gasper, P. y Trout, J. D. (eds.). (pp. 443-458). *The philosophy of science* (Vol. 6). MIT Press.

Gilbert, S. F. 2003. Evo-devo, devo-evo, and devgen-popgen. *Biology and Philosophy*, 18(2), 347-352.

Gilbert, S.F. 2005. *Biología del desarrollo.* Editorial Médica Panamericana. 7ma edición.

Gilbert, S. F., Opitz, J. M. y Raff, R. A. 1996. Resynthesizing evolutionary and developmental biology. *Developmental biology*, *173*(2), 357-372.

Gilbert, S.F. y Sarkar, S. 2000. Embracing complexity: organicism for the 21st century. *Developmental dynamics*, 219, 1-9.

Gilbert S.F. y Bolker, J.A. 2003. Ecological developmental biology: preface to the symposium. *Evolution and Development*, 5, 3-8.

Gilbert S.F. y Epel, D. 2009. *Ecological Developmental Biology: Integrating Epigenetics, Medicine, and Evolution*. Sinauer Associates, Inc. Publishers.

Gilbert, S. F., McDonald, E., Boyle, N., Buttino, N., Gyi, L., Mai, M. (…) y Robinson, J. 2010. Symbiosis as a source of selectable epigenetic variation: taking the heat for the big guy. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *365*(1540), 671-678.

Gilbert, S. F., Sapp, J. y Tauber, A. I. 2012. A symbiotic view of life: we have never been individuals. *The Quarterly Review of Biology*, *87*(4), 325-341.

Glennan, S. 2009. Productivity, relevance and natural selection. *Biology & Philosophy*, *24*(3), 325-339.

Goldberg, A. D., Allis, C. D. y Bernstein, E. 2007. Epigenetics: a landscape takes shape. *Cell*, *128*(4), 635-638.

Gould, S. J. 1970. Dollo on Dollo's law: irreversibility and the status of evolutionary laws. *Journal of the History of Biology* 3(2), 189-212.

Gould, S. J. 1977. *Ontogeny and Phylogeny.* Cambridge: The Belknap Press of Harvard University.

Gould, S. J. 1980. The evolutionary biology of constraint. *Daedalus*, 39-52.

Gould, S. J. 1982. Darwinism and the expansion of evolutionary theory. *Science*, 216, 380-386.

Gould, S.J. 1987. *Time's Arrow, Time's Cycle: Myth and Metaphor in the Discovery of Geological Time*. Cambridge, Mass: Harvard University Press.

Gould, S. J. 1989. *Wonderful life: the burgess shale and the nature of life.* New York: Norton.

Gould, S. J. 2002. *The Structure of the Evolutionary Theory*. Cambridge: The Belknap Press of Harvard University Press.

Gould, S. J. y N. Eldredge. 1977. Punctuated equilibria: The Tempo and Mode of Evolution reconsidered. *Paleobiology,* 3, 115-151.

Gould, S. J. y Lewontin, R. C. 1979. The spandrels of San Marco and the panglossian paradigm. *Proceedings of the Royal Society of London*, 205, 581-598.

Gould, S. J. y Lloyd, E. A. 1999. Individuality and adaptation across levels of selection: How shall we name and generalize the unit of Darwinism?. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *96*(21), 11904-11909.

Grantham, T. A. 2004. Conceptualizing the (Dis) unity of Science. *Philosophy of Science*, *71*(2), 133-155.

Griesemer, J., Haber, M.H., Yamashita, G. y Gannett, L. 2005. Critical notice: Cycles of contingency – developmental systems and evolution. *Biology and Philosophy*, 20, 517-544.

Griffiths, P. 2008. Philosophy of Biology, *The Stanford Encyclopedia of Philosophy*, Edward N. Zalta (ed.). URL=<http://plato.stanford.edu/archives/sum2011/ entries/ biology-philosophy/>.

Griffiths, P.E. y Gray, R.D. 2004. The developmental systems perspective: organism-environment systems as units of development and evolution. En *Phenotypic integration: Studying the Ecology and Evolution of complex phenotypes*. Pigliucci & Preston (eds), Oxford University press.

Haig, D. 2004. The (dual) origin of epigenetics, en *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, Vol. 69, pp. 67-70. Cold Spring Harbor Laboratory Press.

Hall, B. K. 1984. Developmental processes underlying heterochrony as an evolutionary mechanism. *Canadian Journal of Zoology 62*(1), 1-7.

Hall, B. K. 1992. Waddington's legacy in development and evolution. *American Zoologist*, *32*(1), 113-122.

Hall, B. K. 1999. *Evolutionary developmental biology*. Springer Science & Business Media.

Hall, B. K. 2000. Guest editorial: Evo-devo or devo-evo—does it matter?. *Evolution & Development*. 2(4), 177-178.

Hall, B. K. 2003. Evo-Devo: evolutionary developmental mechanisms. *International Journal of Developmental Biology*, 47, 491-495.

Hallgrimsson, B., Jamniczky, H. A., Young, N. M., Rolian, C., Schmidt-ott, U. y Marcucio, R. S. 2012. The generation of variation and the developmental basis for evolutionary novelty. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, *318*(6), 501-517.

Hendrikse, J. L., T. E. Parsons y B. Hallgrimsson. 2007. Evolvability as the proper focus of evolutionary developmental biology. *Evolution & development, 9*(4), 393-401.

Ho, D. H. y Burggren, W. W. 2010. Epigenetics and transgenerational transfer: a physiological perspective. *The Journal of experimental biology*, *213*(1), 3-16.

Hossfeld, U. y Olsson, L. 2003. The road from Haeckel: The Jena tradition in evolutionary morphology and the origins of "Evo-Devo". *Biology and Philosophy*, *18*(2), 285-307.

Hull, D. 1974. *Philosophy of Biological Science*. Prentice-Hall: Nueva Jersey.

Hull, D. L. 1980. Individuality and selection. *Annual review of ecology and systematics*, 311-332.

Hull, D. L. y Ruse, M. 1998. *The philosophy of biology.* Oxford University Press.

Jablonka, E. 2006. Genes as followers in evolution-a post synthesis synthesis? *Biology and Philosophy.* 21, 143-154.

Jablonka, E. y Lamb, M. J. 1995. Epigenetic inheritance and evolution: The Lamarckian case. Oxford University Press.

Jablonka, E y Lamb, M. 2002. The Changing Concept of Epigenetics. *Annals of the New York Academy of Sciences.* 981, 82-96.

Jablonka, E. y Lamb, M. J. 2005. *Evolution in four dimensions: Genetic, epigenetic, behavioral, and symbolic variation in the history of life* (Vol. 5). Cambridge, MA: MIT press.

Jablonka, E. y Lamb, M. J. 2006. The evolution of information in the major transitions. *Journal of Theoretical Biology*, *239*(2), 236-246.

Jablonka, E. y Lamb, M. 2007. The expanded evolutionary synthesis—a response to Godfrey-Smith, Haig, and West-Eberhard. *Biology and Philosophy*, 22 (3),453-472.

Jablonka, E y Lamb, M. 2008. The epigenome in evolution: beyond the modern synthesis. *Vogis Herald,* **12***,* 242–254.

Jablonka, E. y Lamb, M. 2010. Transgenerational epigenetic inheritance, en Pigliucci, M. y Müller G. B. 2010. *Evolution. The extended synthesis*. The MIT Press. Cambridge, Massachusetts.

Jablonka, E., y Raz, G. 2009. Transgenerational epigenetic inheritance: prevalence, mechanisms, and implications for the study of heredity and evolution. *The Quarterly review of biology*, *84*(2), 131-176.

Jablonski, D. 2000. Micro-and macroevolution: scale and hierarchy in evolutionary biology and paleobiology. *Paleobiology*, *26*(sp4), 15-52.

Jacob, F. 1999 [1970]. *La lógica de lo viviente. Una historia de la herencia. Tusquets Editores.*

Jernvall, J., Keranen, S.V.E. y Thesleff, I. 2000. Evolutionary modification of development in mammalian teeth: Quantifying gene expression patterns and topography. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97:26, 14444-14448.

Johnson, N. A. 2007. The Micro-evolution of development. *Genetica*,*129*(1), 1-5.

Kempermann, G., H. G. Kuhn, y F. H. Gage. 1997. More hippocampal neurons in adult mice living in an enriched environment. *Nature 386*(6624), 493-495.

Kitcher, P. 1984. 1953 and all that. A tale of two sciences. *The Philosophical Review*, *93*(3), 335-373.

Klingenberg, C. P. 1998. Heterochrony and allometry: the analysis of evolutionary change in ontogeny. *Biological Reviews 73*(1), 79-123.

Krain, L. P. y R. J. Denver. 2004. Developmental expression and hormonal regulation of glucocorticoid and thyroid hormone receptors during metamorphosis in *Xenopus laevis*. *Journal of Endocrinology 181*(1), 91-104.

Kylafis, G. y Loreau, M. 2008. Ecological and evolutionary consequences of niche construction for its agent. *Ecology Letters*, 11, 1072–1081.

Laland, K. N., Odling-Smee, F. J., Feldman, M. W. 1999. Evolutionary Consequences of Niche Construction and Their Implications for Ecology, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96(18), 10242-10247.

Laland, K. N. y Sterelny, K. 2006. Perspective: Seven Reasons (Not) to Neglect Niche Construction, *Evolution*, 60(9), 1751-1762.

Laland, K. N., Sterelny, K., Odling-Smee, J., Hoppitt, W. y Uller, T. 2011. Cause and effect in biology revisited: is Mayr's proximate-ultimate dichotomy still useful?. *Science*, *334*(6062), 1512-1516.

Laubichler M. D. y Maienschein J. 2007. *From embryology to Evo-devo: a history of developmental evolution*. The MIT Press, Cambridge, Massachusetts.

Laubichler, M. D. 2008, The Evolutionary Developmental Biology, en D. L. Hull y M. Ruse (eds.), *Cambridge Companion to The Philosophy of Biology.* Cambridge: Cambridge University Press, pp. 342-360.

Lee, P. N., P. Callaerts, H. G. de Couet y M. Q. Martindale. 2003. Cephalopod Hox genes and the origin of morphological novelties, *Nature 424*(6952), 1061-1065.

Lewontin, R.C. 2000 [1998]. *Genes, organismo y ambiente*. Gedisa editorial.

Li, M., Wang, B., Zhang, M., Rantalainen, M., Wang, S., Zhou, H., ... , Zhao, L. 2008. Symbiotic gut microbes modulate human metabolic phenotypes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *105*(6), 2117-2122.

Lieberman, B. S. y Vrba, E. S. 1995. Hierarchy theory, selection, and sorting. *Bioscience*, 45, 394-399.

Love, A. C. 2003. Evolutionary morphology, innovation, and the synthesis of evolutionary and developmental biology. *Biology and Philosophy*, *18*(2), 309-345.

Love, A. C. 2005. Explaining evolutionary innovations and novelties: criteria of explanatory adequacy and epistemological prerequisites. *Ph.D. Thesis, University of Pittsburgh.*

Love, A. C. 2006a. Taking development seriously: who, what, when, where, why, how?. *Biology and Philosophy*, 21. pp. 575-589.

Love, A. C. 2006b. Evolutionary morphology and Evo-devo: Hierarchy and novelty. *Theory in biosciences,* 124, 317-333.

Love, A.C. 2007. Morphological and Paleontological Perspectives for a History of Evo-Devo. En *From embryology to Evo-devo: a history of developmental evolution.* The MIT Press, Cambridge, Massachusetts.

Love, A. C. 2008. Explaining evolutionary innovations and novelties: criteria of explanatory adequacy and epistemological prerequisites. *Philosophy of science*, *75*(5), 874-886.

Love, A. C. 2010. Rethinking the structure of evolutionary theory for an extended synthesis. en Pigliucci, M. y Müller G. B., *Evolution. The extended synthesis (pp. 403-441).* The MIT Press. Cambridge, Massachusetts.

Love, A. C. y Raff, R. A. 2003. Knowing your ancestors: themes in the history of evo-devo. *Evolution and Development*, 5, 327-330.

Machamer, P., Darden, L. y Craver, C. F. 2000. Thinking about mechanisms. *Philosophy of science*, 1-25.

Marchetti, M., Capela, D., Glew, M., Cruveiller, S., Chane-Woon-Ming, B., Gris, C., ... , Masson-Boivin, C. 2010. Experimental evolution of a plant pathogen into a legume symbiont. *PLoS biology*, *8*(1), e1000280.

Margulis, L. 1998. *Planeta simbiótico. Un nuevo punto de vista sobre la evolución.* Editorial Debate S.A.

Margulis, L. 2003. *Una revolución en la evolución* (Vol. 20). Universitat de València.

Markosian, N. 2014. Time, *The Stanford Encyclopedia of Philosophy* (Spring 2014 Edition), Edward N. Zalta (ed.), URL = <http://plato.stanford.edu/ archives/ spr2014/ entries/time/>.

Martínez, M. 2009. Los constreñimientos del desarrollo y la integración evo-devo: precisiones y distinciones en torno al tema. *Acta Biológica Colombiana*, *14*, 151-168.

Martínez, M., y Moya, A. 2009. Selección natural, creatividad y causalidad. *Teorema: Revista internacional de filosofía*, *28*(2), 71-94.

Maynard Smith, J., R. Burian, S. Kauffman, P. Alberch, J. Campbell, B. Goodwin, (...) y L. Wolpert. 1985. Developmental constraints and evolution: a perspective from the Mountain Lake conference on development and evolution. *Quarterly Review of Biology*. 265-287.

Mayr, E. 1961. Cause and Effect in Biology. Kinds of causes, predictability, and teleology are viewed by a practicing biologist. *Science*, *134*(3489), 1501-1506.

Mayr, E. 1978. La evolución. *Investigación y Ciencia,* 26, 7-16.

Mayr, E. 1982. *The growth of biological thought: diversity, evolution and inheritance*. Harvard University Press.

Mayr, E. 1993. Proximate and ultimate causations. *Biol. Phil.* 8, 93-94.

Mayr, E. 1994. Response to John Beatty. *Biology and Philosophy*, *9*(3), 357-358.

Mayr, E. 1996. The autonomy of biology: The position of biology among the sciences. *Quarterly Review of Biology*, 97-106.

Mayr, E. 1997a. The objects of selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *94*(6), 2091-2094.

Mayr, E. 1997b. *This is biology. The science of the living world.* The Belknap press of Harvard University Press.

Mayr, E. 2001. *What evolution is*. Basic books.

McDonald, D., Vázquez-Baeza, Y., Walters, W. A., Caporaso, J. G. y Knight, R. 2013. From molecules to dynamic biological communities. *Biology & philosophy*, *28*(2), 241-259.

McKinney, M. L. 1999. Heterochrony: beyond words. *Journal Information*, *25*(2).

McFall-Ngai, M. 2007. Adaptive immunity: care for the community. *Nature*, *445*(7124), 153-153.

McNamara K. J. y McKinney M. L. 2005. Heterochrony, disparity, and macroevolution. *Paleobiology*. 31(2), 17-26.

Meaney, M. J. 2001. Maternal care, gene expression, and the transmission of individual differences in stress reactivity across generations. *Annual review of neuroscience*, *24*(1), 1161-1192.

Millstein, R. L. 2013. Natural Selection and Causal Productivity; en Chao, H. K., Chen, S. T., Millstein, R. L. (Eds.) (pp. 147-163). *Mechanism and Causality in Biology and Economics*. Springer. *Mechanism and causality in biology and economics.* Springer Netherlands.

Moczek, A. P., Sultan, S., Foster, S., Ledón-Rettig, C., Dworkin, I., Nijhout, H. F., … , Pfennig, D. W. 2011. The role of developmental plasticity in evolutionary innovation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, rspb20110971.

Moran, N. A. y Telang, A. 1998. Bacteriocyte-associated symbionts of insects. *Bioscience*, 295-304.

Morin, E. 2002 [1983]. *El método II: La vida de la vida.* Ediciones Cátedras (Grupo Anaya, S.A.). Quinta edición.

Morin, E. 2004. La epistemología de la complejidad. *Gazeta de Antropología* nº20, Texto 20-02. http://www.ugr.es/~pwlac/G20_02Edgar_Morin.html

Müller, G. B. 2007a. Six memos for evo-devo; en Laubichler, M. D., Maienschein, J. (Eds.). (499-524). *From embryology to evo-devo: a history of developmental evolution*. Cambridge, MA: Mit Press.

Müller, G. B. 2007b. Evo-devo: extending the evolutionary synthesis. *Nature Reviews Genetics*, 8, 943-949.

Müller, G. B. 2008. Evo-devo as a discipline, en Minelli A. y Fusco G. eds. 2008. *Evolving Pathways: key themes in evolutionary developmental biology*. Cambridge University Press.

Müller, G. B. 2010. Epigenetic innovation, en Pigliucci, M. y Müller G. B. 2010. *Evolution. The extended synthesis*. The MIT Press. Cambridge, Massachusetts.

Newman, S. A. 2010. Dynamical patterning modules; en Pigliucci, M. y Müller G. B., *Evolution: the extended synthesis (pp. 281-306).* The MIT Press. Cambridge, Massachusetts.

Newman, S. A. y Müller, G. B. 2000. Epigenetic mechanisms of character origination. *Journal of Experimental Zoology*, *288*(4), 304-317.

Newman, S. A. y Müller, G. B. 2005. Origination and innovation in the vertebrate limb skeleton: an epigenetic perspective. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, *304*(6), 593-609.

Newman, S.A y R. Bath. 2009. Dynamical patterning modules: a 'pattern language' for development and evolution of multicellular form. *The International journal of developmental biology,* 53, 693-705.

Nuño de la Rosa, L., Müller, G. B., & Metscher, B. D. 2014. The lateral mesodermal divide: an epigenetic model of the origin of paired fins. *Evolution & development*, *16*(1), 38-48.

Odling-Smee, J, 2010. Niche inheritance. En Pigliucci, M. y Müller G. B.: *Evolution. The extended synthesis*. pp. 178-207. The MIT Press. Cambridge, Massachusetts.

Olsson, L. y Hall, B. K. 1999. Introduction to the symposium: developmental and evolutionary perspectives on major transformations in body organization. *American zoologist*, *39*(3), 612-616.

Pfennig, D. W., Wund, M. A., Snell-Rood, E. C., Cruickshank, T., Schlichting, C. D., & Moczek, A. P. (2010). Phenotypic plasticity's impacts on diversification and speciation. *Trends in Ecology & Evolution*, *25*(8), 459-467.

Pick L. y A. Heffer. 2012. Hox gene evolution: multiple mechanisms contributing to evolutionary novelties. *Ann N Y Acad Sci.* 1256, 15-32.

Pigliucci, M. 2008. What, if anything, is an evolutionary novelty?. *Philosophy of Science*, *75*(5), 887-898.

Pigliucci, M., Murren, C. J., & Schlichting, C. D. 2006. Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation. *Journal of Experimental Biology*, *209*(12), 2362-2367.

Pigliucci, M. y Müller G. B. 2010. Elements of an extended evolutionary synthesis. En: *Evolution. The extended synthesis*. pp. 3-17. The MIT Press. Cambridge, Massachusetts.

Pignatti, E., Zeller, R. y Zuniga, A. 2014. To BMP or not to BMP during vertebrate limb bud development. In *Seminars in cell & developmental biology,* 32, 119-127. Academic Press.

Rabinowitz, A. H. y Vokes, S. A. 2012. Integration of the transcriptional networks regulating limb morphogenesis. *Developmental biology*, *368*(2), 165-180.

Raff, R. A. y Wray G. A. 1989. Heterochrony: developmental mechanisms and evolutionary results. *Journal of Evolutionary Biology 2*(6), 409-434.

Raff, R. A. y Love, A. C. 2004. Kowalevsky, comparative evolutionary embryology and the intellectual lineage of evo-devo. *Journal of experimental zoology*, 302B, 19-34.

Rasmussen, N. 1991. The decline of recapitulation in early twentieth-century biology: disciplinary conflict and consensus on the battleground of theory. *Journal of the history of biology*, 24(1), 51-89.

Rasskin-Gutman, D. y B. Esteve-Altava. 2009. Modeling Evo-Devo: Broken Hierarchies and Multiple Scales of Organization and Complexity. *AIP Conference Proceedings* 1167, 43-55.

Rendón, C. 2013. Evo-devo como abordaje complejo de la evolución biológica. Ludus Vitalis, 21(39), 27-42.

Rendón, C. y Folguera, G. 2011. Jerarquías en biología: el vínculo entre la evolución y el desarrollo de los organismos, *Epistemología e Historia de la Ciencia 2011, 17*, Centro de Investigaciones de la Facultad de Filosofía y Humanidades de la Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, pp. 371-379.

Rendón C., G. Folguera y A. Massarini. 2012. Complejidad e interdisciplinariedad en el paisaje diversificado de la biología evolutiva del desarrollo (evo-devo). En *Viaje a la* Complejidad. N.

Caparrós y R. Cruz Roche eds. (2): 178-192. Mexico y Buenos Aires: Biblioteca Nueva y Siglo XXI.

Richards, C. L., Bossdorf, O. y Pigliucci, M. 2010. What role does heritable epigenetic variation play in phenotypic evolution?. *BioScience*, *60*(3), 232-237.

Ridley, M.R. 2004. *Evolution.* 3ra edición. Cambridge, MA: Blackwell Publishing.

Rieppel, O. 1990. Structuralism, Functionalism, and the Four Aristotelian Causes. *Journal of the History of Biology,* 23(2), 291 - 320.

Rinard, R.G. 1981. The problem of the organic individual: Ernst Haeckel and the development of the biogenetic law. *Journal of the history of biology*, 14(2), 249-275.

Robert, J. S. 2002. How developmental is evolutionary developmental biology? *Biology and Philosophy*, 17, 591-611.

Robert, J. S. 2003. Developmental systems and animal behaviour. *Biology and Philosophy*, Vol. 18, pp. 477-489.

Ronshaugen, M., McGinnis N. y McGinnis. W. 2002. Hox protein mutation and macroevolution of the insect body plan. *Nature* 415(6874), 914-917.

Rosenberg, A. 2008. *Reductionism in biology* en Sarkar, S. y Plutynski, A. A companion to the philosophy of biology, pp. 550-567. Blackwell Publishing Ltd.

Rosenberg, E., Koren, O., Reshef, L., Efrony, R., & Zilber-Rosenberg, I. 2007. The role of microorganisms in coral health, disease and evolution. *Nature Reviews Microbiology*, *5*(5), 355-362.

Rostand, Jean 1956. *La Formación del ser. Historia sobre las ideas de la generación*. Editorial Sudamericana.

Ruse, M. 1973. *The philosophy of biology*. London: Hutchinson.

Salazar-Ciudad I. y Jernvall, J. 2002. A gene network model accounting for development and evolution of mammalian teeth. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *99*(12), 8116-8120.

Sapp, J. 1994. Evolution by association: a history of symbiosis. Oxford University Press, USA.

Sarkar, S. 1998. *Genetics and reductionism*. Cambridge University Press.

Seal, J. N., y Tschinkel, W. R. 2007. Co-evolution and the superorganism: switching cultivars does not alter the performance of fungus-gardening ant colonies. *Functional ecology*, *21*(5), 988-997.

Seilacher, A. 1979. Constructional morphology of sand dollars. *Paleobiology*, 191-221.

Seilacher, A. 1984. Constructional morphology of bivalves: evolutionary pathways in primary versus secondary soft-bottom dwellers. *Palaeontolog,* 27(2), 207-237.

Sharon, G., Segal, D., Zilber-Rosenberg, I. y Rosenberg, E. 2011. Symbiotic bacteria are responsible for diet-induced mating preference in Drosophila melanogaster, providing support for the hologenome concept of evolution. *Gut microbes*, *2*(3), 190-192.

Shapiro, M. D., J. Hanken y N. Rosenthal. 2003. Developmental basis of evolutionary digit loss in the Australian lizard Hemiergis. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution 297*(1), 48-56.

Shimada, M., Y. Ishii y H. Shibao. 2010. Rapid adaptation: a new dimension for evolutionary perspectives in ecology. *Population ecology 52*(1), 5-14.

Shubin, N., Tabin, C., y Carroll, S. 1997. Fossils, genes and the evolution of animal limbs. *Nature*, *388*(6643), 639-648.

Singh, Y., Ahmad, J., Musarrat, J., Ehtesham, N. Z. y Hasnain, S. E. 2013. Emerging importance of holobionts in evolution and in probiotics. *Gut pathogens*, *5*(12), 1-8.

Skipper Jr, R. A. y Millstein, R. L. 2005. Thinking about evolutionary mechanisms: Natural selection. *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, *36*(2), 327-347.

Smith, K. K. 2003. Time's arrow: heterochrony and the evolution of development. *International Journal of Developmental Biology* 47 (7/8), 613-622.

Sommer, F., y Bäckhed, F. 2013. The gut microbiota—masters of host development and physiology. *Nature Reviews Microbiology*, *11*(4), 227-238.

Stanley, S. M. 1975. A theory of evolution above the species level. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 72, 646-650.

Stebbins, G. L. y Ayala, F. J. 1981. Is a new evolutionary synthesis necessary?. *Science*, *213*(4511), 967-971.

Stone, J. R. y Hall, B. K. 2006. Review article–a system for analysing features in studies integrating ecology, development, and evolution. *Biology and Philosophy*, *21*(1), 25-40.

Suzuki, Y. y Nijhout, H. F. 2006. Evolution of a polyphenism by genetic accommodation. *Science 311*(5761), 650-652.

Suzuki, Y. y Nijhout, H. F. 2008. Genetic basis of adaptive evolution of a polyphenism by genetic accommodation. *Journal of evolutionary biology*, *21*(1), 57-66.

Templeton, A. R. 2006. *Population genetics and microevolutionary theory*. John Wiley & Sons.

Tokita, M., T. Kiyoshi y Armstrong, K. N. 2007. Evolution of craniofacial novelty in parrots through developmental modularity and heterochrony. *Evolution & development 9*(6): 590-601.

Trut, L. N., Plyusnina, I. Z., & Oskina, I. N. 2004. An experiment on fox domestication and debatable issues of evolution of the dog. *Russian Journal of Genetics*, *40*(6), 644-655.

Van Fraassen, B. C. 1977. The pragmatics of explanation. *American Philosophical Quarterly*, 143-150.

Vrba, E. S. y Eldredge, N. 1984. Individuals, hierarchies and processes: towards a more complete evolutionary theory. *Paleobiology*, 10, 146-171.

Vrba, E. S. y Gould, S. J. 1986. The hierarchical expansions of sorting and selection: sorting and selection cannot be equated. *Paleobiology*, 12, 217-228.

Wagner, G. P., Chiu, C. H. y Laubichler, M. 2000. Developmental evolution as a mechanistic science: the inference from developmental mechanisms to evolutionary processes. *American Zoologist*, *40*(5), 819-831.

Wagner, G. P. y Chiu, C. H. 2001. The tetrapod limb: a hypothesis on its origin. *Journal of Experimental Zoology*, *291*(3), 226-240.

Wake, D. B., Roth G. y Wake M. H.. 1983. On the problem of stasis in organismal evolution. *Journal of Theoretical Biology, 101*(2), 211-224.

Wake, D. B. y Larson, A. 1987. Multidimensional analysis of an evolving lineage. Science, 238(4823), 42-48.

Watson, R. A. y Pollack, J. B. 1999. How symbiosis can guide evolution. In *Advances in Artificial Life* (pp. 29-38). Springer Berlin Heidelberg.

Weber, B.H. 2011. Extending and expanding the Darwinian synthesis: the role of complex systems dynamics. Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences, 42(1), 75-81.

Wernegreen, J. J. 2004. Endosymbiosis: lessons in conflict resolution.PLoS Biology, 2(3), e68.

West-Eberhard, M. J. 2003. *Developmental plasticity and evolution*. New York: Oxford University Press.

West-Eberhard, M. J. 2005. Developmental plasticity and the origin of species differences. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 102*(Suppl 1): 6543-6549.

West-Eberhard, M. J. 2007. Dancing with DNA and flirting with the ghost of Lamarck. *Biology and Philosophy*, *22*(3), 439-451.

Wilson, D. S. 2010. Multilevel selection and major transitions. *Evolution. The extended synthesis*. The MIT Press. Cambridge, Massachusetts.

Wolpert, L., Beddington R., Brockes J., Jessell T., Lawrence P., Meyerowitz E. 1998. *Principles of development. Oxford University Press.*

Wu, M., Sun, L. V., Vamathevan, J., Riegler, M., Deboy, R., Brownlie, J. C., ... y Eisen, J. A. 2004. Phylogenomics of the reproductive parasite Wolbachia pipientis wMel: a streamlined genome overrun by mobile genetic elements. *PLoS biology*, *2*(3), e69.

Zarraonaindia, I., Smith, D. P. y Gilbert, J. A. 2013. Beyond the genome: community-level analysis of the microbial world. *Biology & philosophy*, *28*(2), 261-282.

Zhang, T. Y., Bagot, R., Parent, C., Nesbitt, C., Bredy, T. W., Caldji, C., ..., Meaney, M. J. 2006. Maternal programming of defensive responses through sustained effects on gene expression. *Biological psychology*, *73*(1), 72-89.

Zhang, T. Y. y Meaney, M. J. 2010. Epigenetics and the environmental regulation of the genome and its function. *Annual review of psychology*, *61*, 439-466.

Zilber-Rosenberg, I. y Rosenberg, E. 2008. Role of microorganisms in the evolution of animals and plants: the hologenome theory of evolution. *FEMS microbiology reviews*, *32*(5), 723-735.

Zúñiga, A., A. P. G. Haramis, A.P. McMahon y R. Zeller. 1999. Signal relay by BMP antagonism controls the SHH/FGF4 feedback loop in vertebrate limb buds. *Nature 401*(6753), 598-602.