
EVO-DEVO COMO ABORDAJE COMPLEJO DE LA EVOLUCIÓN BIOLÓGICA

CONSTANZA RENDÓN

ABSTRACT. Evolutionary developmental biology (evo-devo) has emerged as a proposal to study the integration between evolutionary and the organisms developmental processes. In accordance with the proposed extension of the Synthetic Theory of Evolution, evo-devo has been presented as a subdiscipline that challenges, to a certain extent, the so-called “gene centrism.” Even so, many authors have suggested that genetic reductionism is still present in evo-devo. In this article, I argue that certain approaches within evo-devo effectively challenge the genetic reductionism, and that they even manage to incorporate some approaches coming from the field of complexity. After presenting some features of the subdiscipline, I analyze which complex elements are incorporated by such approaches. I finalize with some ideas concerning the scope and importance of the changes proposed by evo-devo for the study of biological evolution.

KEYWORDS. Evolutionary developmental theory, Evolutionary Synthesis, complexity, Edgar Morin, gene centrism, ontogeny, hierarchy.

1. INTRODUCCIÓN

1.1. LA EXTENSIÓN DE LA TEORÍA SINTÉTICA DE LA EVOLUCIÓN Y LA BIOLOGÍA EVOLUTIVA DEL DESARROLLO

La biología evolutiva del desarrollo (evo-devo) se ha constituido en los últimos años como una nueva subdisciplina de la biología, centrada en el estudio de los fenómenos y procesos evolutivos integrados con los del desarrollo ontogenético de los organismos. En primer lugar, el presente trabajo se enmarca en el contexto de una importante revisión y ampliación de la teoría sintética de la evolución (TSE), marco fundamental de estudio de la evolución biológica durante gran parte del siglo XX. La genética de poblaciones fue, a partir de la TSE, la principal subdisciplina que abarcó el estudio de los mecanismos de cambio evolutivo (Amundson 2005) y el nivel genético se constituyó en el fundamental para abordar el estudio de

Grupo de Filosofía de las Ciencias, Facultad de Filosofía y Letras, Universidad de Buenos Aires. // CONICET // Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Argentina. / constanzarendon@yahoo.com

dichos cambios (ver, por ejemplo, Love 2010). La TSE ha sufrido, al menos desde la década de los setenta, diversas críticas, tanto referidas a sus supuestos y principios fundamentales, como al carácter 'excluyente' de otros posibles abordajes del estudio de la evolución biológica (Gould y Lewontin 1979; Gould 1982; Mellender de Araujo 2006). En particular, la TSE excluyó los aportes de subdisciplinas tales como la embriología y la morfología, a pesar de la importancia que el estudio de la relación entre los procesos ontogenéticos y filogenéticos había tenido anteriormente (Gould 1977; Gould 2002; Amundson 2005). Actualmente, puede afirmarse que se ha generalizado el acuerdo acerca de 'ampliar' la TSE, y han surgido una diversidad de propuestas de extensión de la misma (ver Pigliucci y Müller 2010). Desde dichas propuestas, evo-devo es presentada como parte del cuestionamiento al centrismo del gen, es decir, al rol preponderante que el nivel genético-molecular ha tenido en el marco de la TSE.

En particular, los principales cuestionamientos a la exclusión del estudio de los procesos ontogenéticos con relación a la evolución en el marco de la TSE, se remontan a la década de 1970. La publicación de *Ontogeny and Phylogeny* (1977), de S. J. Gould, marcó un hito en la reivindicación de los aportes de la embriología al estudio de la evolución. En los años posteriores, la aplicación de técnicas moleculares al estudio de la regulación génica y el surgimiento de la genética del desarrollo, contribuyeron a generar nuevas metodologías y formas de abordar estos problemas. Esta integración entre la biología molecular, la genética y la biología del desarrollo fue uno de los aspectos fundamentales en el surgimiento de la biología evolutiva del desarrollo (evo-devo) en la década de los noventa (Gould 2002; Hall 2003). Así, en principio, evo-devo pareció retomar el abordaje de viejas preguntas acerca de las relaciones entre ambos aspectos de la vida, con nuevas técnicas y metodologías (Rendón y Folguera 2011). Asimismo, evo-devo se propuso rescatar también el enfoque jerárquico del estudio de los procesos de evolución y desarrollo de los organismos. Sin embargo, algunos autores han destacado el rol central que los genes continúan presentando en esta subdisciplina (Robert 2002; Love y Raff 2003; Hendrikse, et al. 2007).

El presente trabajo se enmarca en el contexto de las discusiones acerca de preminencia o no de un enfoque reduccionista en evo-devo. La hipótesis central de este estudio es que, a pesar de las críticas suscitadas en referencia al predominio del nivel genético-molecular en los trabajos de evo-devo, ciertos abordajes dentro de la subdisciplina efectivamente cuestionan dicho reduccionismo. En particular, sostengo que algunas propuestas dentro de evo-devo, las cuales reformulan nociones tales como epigénesis, herencia, y el rol del ambiente en la evolución biológica, presentan características opuestas al reduccionismo y al centrismo del gen, complejizando el estudio de la evolución y del desarrollo de los organismos. A su vez,

propongo que estos abordajes incorporan, específicamente, características propias de enfoques complejos, siguiendo las propuestas de Edgar Morin en referencia a dichas características. Por ello presentaré, en primer lugar, una breve descripción de las características principales de evo-devo, focalizando en los elementos que acercan el enfoque propio de esta subdisciplina a los abordajes complejizantes de los procesos biológicos. Incluiré en esta presentación una diferenciación de distintos programas de investigación dentro de la subdisciplina, la cual me permitirá distinguir posteriormente diferentes abordajes dentro de la misma. Luego focalizaré en aquellos abordajes de evo-devo que parecen implementar un enfoque complejizante, tratando de reconocer qué características complejas incorporan. Finalmente, concluiré con algunas ideas acerca del alcance y la importancia de estos cambios propuestos desde evo-devo para el estudio de la evolución biológica.

1.2. JERARQUÍA Y DIVERSIDAD EN LA BIOLOGÍA EVOLUTIVA DEL DESARROLLO
 En principio, y en consonancia con las propuestas de la década de los setenta referentes a la necesidad de un abordaje jerárquico de la evolución como forma de ampliar la TSE, también desde evo-devo se planteó la necesidad de un abordaje jerárquico de los procesos del desarrollo relacionados con los evolutivos (Robert 2002; Hall 2003). Específicamente, desde esta subdisciplina, comienza por reivindicarse el estudio del nivel del organismo en dichos procesos (Buss 1983; Fox Keller 2000; Love y Raff 2003). Así, en contraposición al rol central del gen y del cambio genético propios de la TSE, algunos autores proponen que el tema central a explicar en evo-devo sería la evolución fenotípica de los organismos:

Whereas the explanation of adaptive change as a population dynamic event was the central goal of the Modern Synthesis, EvoDevo seeks to explain phenotypic change through the understanding of developmental mechanisms, the physical interactions among genes, cells, and tissue architecture in particular (Müller 2010, p. 327).

Esta multiplicidad de niveles y fenómenos a estudiar ha llevado al desarrollo de una gran diversidad de programas de investigación dentro de la subdisciplina. Müller (2007 y 2008), autor que seguiremos por su importancia en la reflexión acerca de evo-devo, clasifica esta diversidad en cuatro programas de investigación principales:

a) Embriología y anatomía comparadas. Representa el abordaje comparativo clásico entre ontogenias ancestrales y derivadas, con la incorporación de herramientas moleculares. Este programa incluye tópicos tales como heterocronías e innovaciones o novedades evolutivas, entre otros (ver por ejemplo, Mabee 2000).

b) Epigenética. Centrado en el análisis de las capacidades intrínsecas de los sistemas de desarrollo para generar fenotipos evolutivamente relevantes. Desarrollaré más extensamente este programa en la siguiente sección del trabajo.

c) Biología teórica. Centrado en el análisis y modelado matemático-computacional referentes a diversos tópicos, principalmente, procesos morfo-genéticos (incluyendo la dinámica de las interacciones entre genes, células y tejidos) y de la evolución de patrones de expresión génica en sistemas de desarrollo determinados (entre los casos más estudiados cabe citar los modelos y simulaciones acerca del desarrollo de los dientes de mamíferos y de los apéndices en tetrápodos (ver por ejemplo, Jernvall, et al. 2000; Psujek y Beer 2008)).

d) Genética evolutiva del desarrollo. Centrado 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. El ejemplo más destacado de este último programa lo constituyó el descubrimiento de los genes *Hox* (genes reguladores de aspectos fundamentales del desarrollo, muy conservados en variados grupos de organismos) en la década de 1990. Este ha sido uno de los hitos en la historia de evo-devo, el cual es marcado por algunos autores como el momento en que nace efectivamente la subdisciplina.

Por otra parte, otro de los temas relativos a evo-devo que ha suscitado debates y discusiones, refiere al objeto de estudio propio de la subdisciplina. En principio, y con relación a la propuesta de abordaje jerárquico de los fenómenos estudiados, se ha planteado la necesidad de un enfoque sistémico de los mismos. En particular, algunos autores han propuesto que las unidades de estudio propias de evo-devo serían los sistemas del desarrollo, acercándose así a las concepciones de la teoría de sistemas del desarrollo (Robert 2003; Griesemer, et al. 2005; Griffiths y Gray 2005):

Fundamentally, the unit of both development and evolution is the developmental system, the entire matrix of interactants involved in a life cycle. The developmental system is not two things, but one, albeit one that it can be divided up in many ways for different theoretical purposes (Griffiths y Gray 2004, p. 11).

Asimismo, si bien es generalizada la referencia a la complejidad de las preguntas y temas abordados en los trabajos de evo-devo, son relativamente pocos los autores que han explicitado el significado concreto que le atribuyen a esa característica. Alberch (citado en Weber 2011) es uno de los autores que ha planteado que los sistemas de desarrollo tienen características propias de sistemas complejos, y que deberían ser abordados considerando justamente dichas características. Esto significaría, para este autor,

que en el estudio de la dinámica del desarrollo y de la evolución fenotípica debe considerarse la intervención de interacciones entre factores genéticos y no genéticos, en forma no lineal. Sin embargo, dada la generalidad de esta caracterización y la polisemia con que estos términos son utilizados por diferentes autores, cabe la pregunta acerca de cuáles son los aspectos específicos de las propuestas de evo-devo que permitirían caracterizarlas como abordajes complejos, y en qué sentido lo serían. Antes de abordar dicha pregunta, cabe también mencionar las críticas que han surgido con respecto a esta pretensión de enfoque jerárquico, sistémico y complejo en evo-devo. Algunos autores han destacado el rol central que los genes continúan presentando en los trabajos de la subdisciplina (Robert 2002; Love y Raff 2003; Hendrikse, et al. 2007), así como la preminencia del programa de investigación de la genética evolutiva del desarrollo por sobre otros programas (Müller 2008). Con todo, algunos temas y propuestas que forman parte de evo-devo, si bien menos representados en las investigaciones que se llevan a cabo actualmente, parecieran incorporar (o al menos proponerse incorporar) cierta perspectiva complejizante. Desarrollaremos a continuación algunos de los abordajes enmarcados en diferentes programas de investigación de evo-devo que, sostendré, presentan características propias de abordajes complejos. Comenzaré por presentar, en primer lugar, dos campos de estudio, el de la epigenética y el de la biología evolutiva ecológica del desarrollo (eco-evo-devo), los cuales parecen incorporar ciertas características complejizantes. Luego presentaré otros elementos propios de los abordajes complejos que pueden encontrarse en los diferentes programas de investigación de evo-devo, y analizaré cómo aquellos se presentan en cada caso.

2. EL PARADIGMA DE LA SIMPLIFICACIÓN Y EVO-DEVO

2.1. EPIGENÉTICA: ENTIDADES, NIVELES E INTERACCIONES

El término *epigénesis* ha tenido, desde su introducción por Waddington en la década de los cuarenta, numerosos significados. Originalmente fue acuñado como “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, en Jablonka y Lamb 2002, p. 83). Posteriormente, Ernst Mayr reformuló la definición de *epigenotipo* 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). Al desarrollarse las investigaciones acerca de los mecanismos moleculares de control de la expresión génica (fundamentalmente, el mecanismo de metilación de ADN con relación a la memoria celular), el significado de la epigénesis fue restringiéndose en esa dirección. Por ejemplo, “[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, citado en Jablonka y Lamb 2002, p. 87).

Actualmente, en el marco de evo-devo, se ha profundizado y diversificado la discusión acerca de los procesos que comprendería la epigénesis, encontrándose una diversidad de posturas referentes al alcance e importancia de estos procesos en el desarrollo y en la evolución de los organismos. En principio, puede decirse que las concepciones actuales con respecto a la epigénesis apuntan a destacar la importancia de otros factores, además de los genes, en dichos procesos, como "epigenetics is the study of heritable changes in gene expression and function that cannot be explained by changes in DNA sequence" (Bossdorf, et al. 2008, p. 106). Esta concepción es compartida por diversos autores, aunque cabe mencionar ciertas diferencias entre ellos. Si bien algunos destacan una variedad de procesos epigenéticos, continúan focalizando principalmente en aquellos que involucran a los genes y sus productos:

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) remodelling 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).

Una postura alternativa es asumida por autores que amplían el espectro de procesos epigenéticos al destacar la importancia de otros niveles de organización, además del genético-molecular. Según Müller, por ejemplo, la epigenética estudiaría "how the dynamics of molecular, cell, and tissue interactions affect evolutionary change" (Müller 2007, p. 943). Otros autores han ampliado aún más los niveles involucrados en los procesos epigenéticos, incluyendo incluso al ambiente de los organismos. En este sentido, Jablonka y Lamb proponen que:

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, propios de diferentes niveles de organización. A nivel celular, por ejemplo, incluye el estudio de: redes regulatorias de procesos que confieren estabilidad fenotípica; mecanismos de memoria celular, tanto los relacionados con cambios en la cromatina como con la transmisión de variantes de estructuras celulares y conformaciones de

proteínas autopropagantes; mecanismos de respuesta celular a cambios ambientales y a agentes patógenos, entre otros. También se destaca la importancia de mecanismos epigenéticos en otros niveles, los cuales intervienen en las interacciones entre grupos de células y tejidos durante el desarrollo. En este sentido, las autoras mencionadas distinguen, dentro del estudio de los procesos epigenéticos, los relativos a la herencia epigenética, entendida como “the inheritance of phenotypic variations in cells and organisms that do not depend on variation in DNA sequence” (Jablonka y Lamb 2010, p. 143). Como destacaba Jablonka unos años antes,

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).

Esta ampliación de las formas de herencia incluye 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, o los cambios heredables generados por las interacciones entre los organismos y su ambiente (tema que desarrollaré en la sección siguiente del presente trabajo). La transferencia de información cuerpo a cuerpo, a su vez, incluye una multiplicidad de fenómenos, tales como: a) la transmisión de sustancias que afectan el desarrollo (por ejemplo, hormonas, anticuerpos y agentes patógenos), ya sea a través de la placenta y la leche en mamíferos, como aquellas presentes en el huevo o en el útero; b) los efectos heredables generados por ciertas características morfológicas o comportamentales maternas que restringen, de alguna forma, el desarrollo de la descendencia; c) El aprendizaje social y la comunicación simbólica (Jablonka y Lamb 2010).

A partir de lo desarrollado hasta aquí con respecto a la epigénesis y a la herencia epigenética, podemos preguntarnos entonces en qué sentido específicamente estos abordajes complejizan el estudio de la evolución y del desarrollo. A continuación, y en las secciones siguientes, iré introduciendo las características propias de abordajes complejos que pueden encontrarse en cada una de las propuestas de evo-devo que desarrollaré. Serán consideradas como características complejizantes las desarrolladas por Edgar Morin en dos obras: *La epistemología de la complejidad* (2004) y *El método II: La vida de la vida* (2002). En la primera de estas obras se enuncian

brevemente características propias de abordajes complejos, en contraposición a las de los enfoques simplificantes en la ciencia en general. En la segunda obra, Morin desarrolla los elementos complejos propios de los seres vivos, y cómo éstos son, en algunos casos, abordados desde la biología. Aquí consideraré principalmente las características generales propuestas en “La epistemología de la complejidad”, las cuales resultaron de utilidad para analizar y caracterizar las propuestas de evo-devo desde el punto de vista de la complejidad.

Retomando lo desarrollado con respecto a la epigenesis y la herencia epigenética, una primera característica encontrada en ambas propuestas es el énfasis en las interacciones, ya sea entre genes y sus productos (como aparecen en los primeros abordajes de la epigenesis centrados fundamentalmente en el estudio de la regulación génica), como entre células y tejidos durante los procesos de diferenciación celular y morfogénesis. Como mencionamos, la epigenética y la herencia epigenética abordan incluso las interacciones entre organismos, como ocurre en los procesos de herencia epigenética de transmisión de información soma a soma, y también entre los organismos y su ambiente. El estudio de las interacciones entre elementos, más allá de la indagación acerca de los elementos en sí mismos, es una de las características propias de los abordajes complejos.

En contraposición al énfasis en el estudio de las interacciones, el pensamiento simplificante se ha caracterizado por el principio de la elementalidad, es decir, la reducción de los sistemas a unidades elementales que los constituyen (Morin 2004). Específicamente, para el caso de la biología, Morin señala: “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). En este sentido, las interacciones son concebidas también como constituyentes básicos de los seres vivos. Así, evo-devo complejiza el estudio de la evolución y el desarrollo al proponerse focalizar en el estudio de las interacciones entre entidades en diferentes niveles de organización. Esta característica complejizante no aparece solamente en el programa de la epigenética. También puede encontrarse en el programa de la embriología y anatomía comparadas, en particular, en los estudios de procesos morfogenéticos que abordan las interacciones entre genes, sus productos, células y tejidos en la generación de estructuras particulares, así como en los modelados de dichos procesos incluidos en el programa de la biología teórica. Además, el foco en el estudio de las interacciones puede encontrarse incluso en el programa de la genética evolutiva del desarrollo (aunque restringido al nivel genético-molecular), representado en el estudio de las interacciones entre genes y sus productos en las redes de regulación génica involucradas en el desarrollo. Por último, las interacciones ecológicas se presentan como el objeto de estudio principal de un

campo estrechamente relacionado con evo-devo: la biología evolutiva ecológica del desarrollo.

2.2. ECOLOGÍA, EVOLUCIÓN Y DESARROLLO:
LA RE-UNIÓN DE LOS ORGANISMOS Y EL AMBIENTE

Con relación a lo presentado en la sección anterior, cabe destacar que, en un comienzo, el enfoque jerárquico y sistémico propuesto desde evo-devo parecía quedar limitado por la membrana del embrión, no incorporando niveles superiores al organismo biológico. De esa manera, la subdisciplina se focalizó, fundamentalmente, en el estudio de las interacciones entre genes y sus productos durante el desarrollo, y sus efectos en la diferenciación celular (Griffiths y Gray 2005). Ese enfoque internalista que, en definitiva, consideraba a los fenotipos como productos del genoma nuclear, es el que ha predominado, tradicionalmente, en el estudio del desarrollo de los organismos (Gilbert y Bolker 2003). Ahora bien, recientemente, este panorama ha comenzado a modificarse. Diversos autores han llamado la atención acerca del rol que factores ambientales, tales como competidores, predadores, simbioses, factores físicos, entre otros, juegan en el desarrollo de los fenotipos (Gilbert 2001). De este modo, en los últimos años ha cobrado relevancia el estudio de las modificaciones que aquellos factores generan durante el desarrollo de los organismos, así como de la posibilidad de transmisión de esos cambios a las siguientes generaciones. 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). El programa de la epigenética se intersecta, entonces, con eco-evo-devo, campo que focaliza en el estudio de las implicancias evolutivas de las interacciones de los organismos en desarrollo con el ambiente (Gilbert y Bolker 2003, Gilbert y Epel 2009). Desde esta perspectiva, los factores ambientales se conciben no sólo como factores selectivos, sino que poseen, además, un rol instructivo, necesario para el desarrollo normal de los organismos (Gilbert 2003).

Asimismo, cabe destacar que si bien los temas de investigación de eco-evo-devo no son novedosos, en el marco de extensión de la TSE se evidencia una creciente aceptación de la importancia de los mismos con relación al estudio de la evolución de los organismos. Además, como fue adelantado, esta reintegración del estudio de los organismos con relación a su medio ambiente constituye otra de las características propias de los abordajes complejos: "El pensamiento simplificante fue fundado sobre la disyunción entre el objeto y el medio ambiente. Se comprendía el objeto aislándolo de su medio ambiente (...) para colocarlo en un nuevo medio ambiente artificial que se controlaba, que era el medio de la experiencia, de la ciencia experimental (...) pero hay otro conocimiento que sólo puede

progresar concibiendo las interacciones con el medio ambiente” (Morin 2004, p. 10).

Por otra parte, adelantaré aquí otra característica compleja que se relaciona con el foco en las interacciones propio, tanto de eco-evo-devo, como de los programas de evo-devo. La diferencia entre la focalización en el estudio de los elementos, o bien, en el estudio de las interacciones, se relaciona con una diferencia en la forma en que se considera al tiempo desde una perspectiva simplificante respecto de una complejizante. La focalización en los elementos de un sistema implica, en cierta forma, una visión estática del mismo, mientras que al considerar las interacciones entre elementos, aparece el abordaje de procesos que se desarrollan en el tiempo: “Por ejemplo, existe una visión estática que consiste en considerarnos nosotros mismos en tanto que organismos; estamos constituidos por 30 o 50 millones de células” (Morin 2004, p. 6). Si el foco en la concepción acerca de la naturaleza de los organismos pasa de los elementos que los constituyen a las interacciones entre esos elementos en los procesos del desarrollo y evolutivos, se incorpora el tiempo como variable constitutiva en el estudio de dichos fenómenos. Además, en el estudio los procesos evolutivos y del desarrollo de los organismos pueden distinguirse, al menos, dos temporalidades diferentes. Así, evo-devo se propone abordar dos aspectos constitutivos de lo vivo que se relacionan, cada uno de ellos, con diferentes temporalidades, transformado el problema del tiempo en el de la multitemporalidad.

2.3. ESTRUCTURAS E HISTORIA: LAS DOS BIOLOGÍAS Y LA MULTITEMPORALIDAD

El interés por la explicación de las estructuras es otra de las características propias de los abordajes complejos. Más específicamente, los abordajes complejos se caracterizarían por “ligar lo estructural u organizacional (...) con lo histórico y evolutivo” (Morin 2004, p. 4). Precisamente este ha sido, desde sus comienzos, uno de los objetivos fundamentales de evo-devo; incorporar aspectos estructurales (tradicionalmente abordados desde la morfología, la paleontología, y la biología del desarrollo), que habían sido marginales en el marco de la TSE, al estudio de la evolución de los organismos. El rol central de la evolución fenotípica en evo-devo y en las propuestas de extensión de la TSE, en contraposición al rol primordial que el cambio genético tuvo en la TSE, expresa este cambio de enfoque. Las investigaciones acerca de temas relacionados con la formación de estructuras, como serían los mecanismos de desarrollo y la dinámica de conformación de estructuras y de establecimiento de patrones de organización durante el desarrollo, han conformado una parte fundamental de los trabajos de evo-devo. Además, el estudio de la forma en que se relacionan las modificaciones que sufren esos mecanismos y procesos con los cambios fenotí-

picos es uno de los principales tópicos de evo-devo actualmente. En particular, ha cobrado relevancia el estudio de las novedades o innovaciones evolutivas, tanto su abordaje en forma experimental, como también las propuestas y discusiones teóricas en torno de este tema. En términos generales, las novedades evolutivas serían estructuras, propiedades o comportamientos cualitativamente nuevos en la historia de la vida (por ejemplo: el caparazón de las tortugas, las plumas de las aves, entre otros). Cabe destacar que este tema ha sido de particular importancia dentro de evo-devo, entre otros motivos, porque constituye una de las principales diferencias respecto de la TSE, en la cual las innovaciones no se diferencian de cualquier otro tipo de variación cuantitativa.

Asimismo, pueden encontrarse otros temas centrales en evo-devo en los cuales se combina el estudio de aspectos estructurales y evolutivos de los organismos, como el estudio de las heterocronías y de las restricciones (*constraints*) del desarrollo. Además, los estudios comparativos acerca de las redes de regulación génica del desarrollo también se proponen abordar (aunque en otro nivel) ambos aspectos de lo vivo. A su vez, el programa de la biología teórica constituye otro enfoque posible para abordar el tema de la organización, principalmente a través del modelado computacional de diferentes aspectos del desarrollo (ya sea de organismos o de estructuras determinadas): expresión génica, diferenciación y comportamiento celulares, y formación de tejidos y estructuras. Estos modelos apuntan a describir, en particular, la sucesión temporal de dichos fenómenos durante el desarrollo. De esta manera, gran parte de las investigaciones de evo-devo abordan procesos del desarrollo, historizando así las descripciones y explicaciones de los aspectos estructurales y organizacionales.

Profundizando lo anterior, cabe mencionar que esta historización propia de los abordajes de evo-devo no concierne únicamente a la incorporación del tiempo en la explicación y descripción del desarrollo de los organismos. En los ejemplos que mencionamos anteriormente, se evidencia la relación de dichos procesos con fenómenos y procesos evolutivos. Entonces, podemos decir que el estudio de estos temas implica, como mencionamos, el abordaje de dos temporalidades simultáneamente, al relacionar los procesos que ocurren a nivel individual, durante el tiempo de desarrollo de los organismos, con los procesos involucrados en la continuidad trans-generacional que permite los procesos evolutivos. Esta característica propia de evo-devo de abarcar esa multitemporalidad propia de diferentes procesos inmanentes a los seres vivos, se relaciona con otro de los objetivos fundamentales de la subdisciplina. En los temas que mencionamos anteriormente, se evidencia el intento de combinar, además, el estudio de los aspectos ecológicos, sincrónicos, de los intercambios de materia y energía propios de la organización de los seres vivos, con los aspectos evolutivos, diacrónicos, y propios de los procesos de intercambio

que permiten la continuidad transgeneracional de los organismos. Esta relación, además, es característica de los abordajes complejos: “Todo esto se encuentra 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” (Morin 2004, p. 5). Cabe destacar que estos dos aspectos de lo vivo han sido diferenciados y caracterizados mediante la distinción teórica entre jerarquías ecológicas (las cuales abordan las transformaciones energéticas en un momento dado) y jerarquías genealógicas (abordan el estudio de los cambios de la vida a lo largo del tiempo, es decir, de los procesos generativos a través de los cuales las entidades se reproducen y extienden en el tiempo) (Eldredge 1985). A su vez, esta separación de jerarquías que abordan esos dos aspectos diferenciados de lo vivo, se puede relacionar con la tradicional distinción entre biología funcional y evolutiva propuesta por Ernst Mayr. La distinción entre biología evolutiva y biología funcional (la cual estudiaría la constitución y el funcionamiento de las estructuras), formalizó la separación entre dos campos de estudio (Caponi 2008). En este esquema, la biología funcional incluyó a la anatomía, la fisiología y la biología del desarrollo. Fue generalizándose así la concepción según la cual cada una de esas biologías abordaría diferentes aspectos de la vida, y de que estos objetivos y problemas diferenciados implican la elaboración de distintos tipos de explicaciones, así como diferentes formas de validación del conocimiento. Esto contribuyó, como mencionamos, a la exclusión de la embriología del estudio de la evolución durante gran parte del siglo (Ramussen 1991, Raff y Love 2004). De esta manera, el desarrollo de evo-devo ha implicado un esfuerzo por re-integrar el estudio de problemas y tópicos fundamentalmente constitutivos de lo vivo, como forma de recuperar la complejidad perdida en la superespecialización disciplinar y la consiguiente simplificación del estudio de diferentes aspectos de la vida.

2.4. DE LO UNIVERSAL A LO PARTICULAR: DESANDANDO EL CAMINO DE LA SIMPLIFICACIÓN

Podemos decir que el principio de la ciencia clásica es: legislar (...) Es una legislación, pero no es anónima, que se encuentra en el universo, es la ley. Y ese principio es un principio universal 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).

Así, en el estudio de la evolución biológica, en particular desde la TSE, la búsqueda de leyes y mecanismos evolutivos generales ha sido uno de los objetivos fundamentales. Desde los abordajes complejos, en cambio, “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). Este problema

aparece en evo-devo de varias formas. En primer lugar, como ya he mencionado, uno de los objetivos fundacionales de esta subdisciplina ha sido integrar el estudio del desarrollo individual de los organismos con la explicación darwiniana (universal) de la evolución. En esta integración, además, fue fundamental, en principio, la pretensión de rescatar el estudio focalizado en el nivel del organismo, y posteriormente, el estudio de fenómenos y procesos propios de organismos específicos. En este sentido, parte de las investigaciones en el programa de la genética evolutiva del desarrollo, (y también de los modelados de la biología teórica), han abordado el estudio de caminos de desarrollo particulares, de especies determinadas. Además, tanto dentro de esos programas, como de la embriología comparada y de la epigenética, he citado también ejemplos del estudio del desarrollo de estructuras específicas en especies determinadas, como los apéndices en tetrápodos (Mabee 2000), o los dientes en mamíferos (Jernvall, et al. 2000), entre otros (por ejemplo, Nijhout 1999; Emlen 2000; Brakefield 2003).

El rescate de aspectos específicos del desarrollo y la evolución de organismos determinados, ha implicado también, en la práctica de la investigación, la utilización de nuevos organismos como modelos experimentales, diferentes a los tradicionalmente utilizados para el abordaje de la evolución y del desarrollo. En particular, en el campo de estudio de eco-evo-devo, el foco de las investigaciones se ha puesto en el estudio de relaciones específicas entre organismos de determinadas especies (como en los estudio de co-evolución y de co-desarrollo), o bien en características o interacciones específicas de organismos o sistemas de desarrollo determinados (para ejemplos, ver Gilbert y Epel 2009, cap. 10). El estudio de la evolución de los organismos se integra con el de características singulares de cada uno de ellos y de interacciones específicas entre ellos. Así pues, la ampliación del estudio de la evolución se da, desde la perspectiva de evo-devo, a través de la búsqueda de la comprensión de aspectos particulares de organismos concretos, considerándolos, al mismo tiempo, dentro del marco de los procesos y leyes más generales de la evolución biológica.

3. APUNTES FINALES: EVO-DEVO,

¿HACIA UN ABORDAJE DE LA COMPLEJIDAD DE LA VIDA?

He señalado, a lo largo de este trabajo, diferentes aspectos en los cuales determinados abordajes dentro de evo-devo contribuyen a complejizar el estudio de la evolución al considerar su relación con los procesos de desarrollo de los organismos. Cabe destacar, como mencioné al comienzo, que he considerado aquí determinados desarrollos de la subdisciplina, en particular, aquellos que más claramente parecen alejarse del reduccionismo genético e incorporar aspectos complejizantes. Además, estas propues-

tas de complejización no implican una negación de la importancia de los abordajes 'clásicos' de la evolución, sino más bien, en principio, una ampliación de los procesos y fenómenos involucrados en el estudio de la evolución biológica. Con todo, esta extensión, desde la perspectiva de la complejidad, no involucraría solamente un incremento del número de fenómenos a estudiar o de los factores a considerar en dicho estudio. Los abordajes complejos implican, además, una integración dialéctica entre simplificación y complejidad:

(...) el pensamiento de lo complejo es un pensamiento rotativo, espirales 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).

Planteado así, algunas de las características complejizantes que encontramos en evo-devo, y en particular, en eco-evo-devo, sí implican cambios de enfoque con relación a los abordajes clásicos de la TSE. Fundamentalmente, el abordaje de las particularidades de organismos concretos, con relación a su evolución y su desarrollo, constituye un cambio de perspectiva importante respecto del objetivo de la búsqueda de mecanismos evolutivos generales. De la misma forma, el abordaje de interacciones ecológicas específicas en el campo de eco-evo-devo, evidencia un cambio en el mismo sentido, es decir, una recuperación del estudio de lo singular y específico de la evolución y el desarrollo de cada forma de vida particular.

Por otra parte, estos abordajes complejizantes de la evolución y del desarrollo han implicado propuestas que incluyen la re-conceptualización de fenómenos y procesos fundamentales de la teoría evolutiva. Ya he mencionado la importante ampliación del concepto de herencia al incluir factores epigenéticos como los que detallé. Los procesos de herencia se amplían aún más, como fue desarrollado, al re-integrar el ambiente ecológico en el estudio del desarrollo y la evolución de los organismos. En este sentido, el concepto de construcción de nicho, que se ve revitalizado desde eco-evo-devo, recupera el abordaje de la relación organismos-ambiente como una relación de co-construcción recíproca. El concepto de construcción de nicho, desarrollado por Lewontin (2000 [1998]), propone una concepción de las adaptaciones de los organismos al ambiente como resultados de la co-construcción y co-definición recíproca entre ellos. El ambiente aparece aquí no como una entidad preexistente y distinta a los organismos, sino formando parte de un mismo sistema (Griffiths y Gray

2005). El concepto de ambiente, que aparece en los abordajes clásicos con un rol fundamentalmente selectivo, se ve entonces modificado por el foco en las interacciones recíprocas y continuas, tanto entre los organismos y su ambiente, como entre organismos de diferentes especies. A su vez, las ideas mismas de evolución y desarrollo son reformuladas desde eco-evo-devo al ser consideradas, fundamentalmente, como coevolución y code-sarrollo (tanto entre organismos como entre organismos y su ambiente) respectivamente (Gilbert y Epel 2009). Puede citarse, por ejemplo, una re-conceptualización del concepto de evolución que sería consistente con su abordaje desde evo-devo:

Evolution is change in the nature of populations of developmental systems. This change is driven both endogenously, by the modification by each generation of developmental systems of the resources inherited by future generations, and exogenously, by modifications of these resources by factors outside the developmental system (Griffiths y Gray 2004, p 11).

Cabe destacar que si bien 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. Es la importancia de estos tópicos y enfoques con relación al estudio de la evolución biológica lo que se pone en discusión desde estas subdisciplinas y desde las propuestas de extensión de la TSE. Si, por ejemplo, se acepta que los procesos de coevolución y codesarrollo han sido omnipresentes en la historia evolutiva de la vida, el estudio de los mismos debería pasar a tener un rol fundamental dentro del estudio de la evolución. En particular, señalaré una última implicación que un cambio de enfoque en este sentido puede tener en la discusión acerca de otros conceptos que han sido claves en la TSE y en las propuestas de extensión de la misma: los conceptos de individualidad; unidades de evolución, y unidades de selección. Si se considera que organismos y ambiente forman un sistema de codesarrollo, se plantea una nueva visión con respecto a la individualidad: una noción de individuo "semipermeable", como unidad funcional limitada por una membrana, pero a la vez en estrecha relación con un grupo mayor (Gilbert y Epel 2009). Asimismo, la noción de individualidad se relaciona con la discusión acerca de qué entidades pueden ser sujetos de la evolución o de los mecanismos evolutivos, ya que la misma ha sido fundamental en dichos debates. A partir de estas nuevas consideraciones con respecto a la evolución, al desarrollo y a la individualidad, cabe preguntarse si las unidades de selección y evolución serían las relaciones entre individuos (considerando a su vez los diferentes niveles de organización) o bien sistemas, cuya composición sería necesario, entonces, definir y delimitar en cada caso.

Por último, cabe mencionar que, a pesar del enfoque jerárquico de los procesos en evo-devo, también se advierte que muchos trabajos focalizan en unos pocos niveles de la jerarquía. Debe mencionarse además que cierto predominio del enfoque en el nivel genético-molecular continúa presente en evo-devo. Aun así, estas características pueden interpretarse también como parte de ese movimiento de simplificación presente, necesariamente, en los abordajes complejos. Con base en lo expuesto en este trabajo, sostengo que el objetivo final, y el comienzo del camino hacia la construcción de un enfoque complejizante del estudio de la evolución y del desarrollo en evo-devo son innegables. Desde evo-devo, la forma de abordar la complejidad de la evolución de la vida es un camino en proceso de desarrollo que ya ha comenzado.

BIBLIOGRAFÍA

- Amundson, R. (2005), *The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought Roots of Evo-Devo*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Bossdorf, O., Richards, C.L. y Pigliucci, M. (2008), "Epigenetics for ecologists," *Ecology Letters* 11: 106-115.
- Brakefield, P. M. (2003), "The power of evo-devo to explore evolutionary constraints: experiments with butterfly eyespots," *Zoology* 106 (4): 283-290.
- Caponi, G. (2008), "La Biología Evolucionaria del Desarrollo como ciencia de causas remotas," *Signos Filosóficos* X (20): pp. 121-142.
- Eldredge, N. (1985), *Unfinished Synthesis. Biological Hierarchies and Modern Evolutionary Thought*. NY: Oxford University Press.
- Emlen, D. J. (2000), "Integrating development with evolution: a case study with beetle horns," *BioScience* 50 (5): 403-418.
- Fox Keller, E. (2000), *Lenguaje y vida*. Buenos Aires: Ediciones Manantial.
- Gilbert S. F. (2001), "Ecological Developmental Biology: Developmental Biology meets the real world," *Developmental Biology* 233: 1-12.
- Gilbert S. F. (2003), "Evo-Devo, Devo-Evo, and Devgen-Popgen," *Biology and Philosophy* 18: 347-352.
- 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*. NY: Sinauer Associates.
- Gould, S. J. (1977), *Ontogeny and Phylogeny*. Cambridge: The Belknap Press of Harvard University.
- 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. (1982), "Darwinism and the expansion of evolutionary theory," *Science*, 216: 380-386.
- Gould, S. J. (2002), *The Structure of the Evolutionary Theory*. Cambridge: The Belknap Press of Harvard University Press.
- 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. E. y Gray, R. D. (2004), "The developmental systems perspective: organism-environment systems as units of development and evolution," in Pigliucci y Preston (eds.), *Phenotypic Integration: Studying the Ecology and Evolution of Complex Phenotypes*. Oxford: Oxford University press.
- Griffiths, P. E. y Gray, R. D. (2005), "Discussion: Three ways to misunderstand developmental systems theory," *Biology and Philosophy* 20: 417-425.
- Hall, B. K. (2003), "Evo-Devo: evolutionary developmental mechanisms," *International Journal of Developmental Biology* 47: 491-495.
- Jablonka, E. (2006), "Genes as followers in evolution—a postSynthesis Synthesis?" *Biology and Philosophy* 21: 143-154.
- 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. (2008), "The epigenome in evolution: beyond the Modern Synthesis," *Vogis Herald* 12: 242-254.
- Jablonka, E. y Lamb, M. (2010), "Transgenerational epigenetic inheritance," in Pigliucci, M. y Müller G. B., *Evolution. The Extended Synthesis*. Cambridge, Massachusetts: The MIT Press.

- 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.
- Lewontin, R. C. (2000 [1998]), *Genes, organismo y ambiente*. Barcelona: Gedisa .
- Love, A. C. y Raff, R. A. (2003), "Knowing your ancestors: themes in the history of evo-devo," *Evolution and Development* 5: 327-330.
- Love, A. C. (2010), "Rethinking the structure of evolutionary theory for an extended synthesis," in *Evolution. The Extended Synthesis*. pp. 403-441.
- Mabee, P. M. (2000), "Developmental data and phylogenetic systematics: evolution of the vertebrate limb," *American Zoology* 40: 789-800.
- Morin, E. (2002 [1983]), *El método II: La vida de la vida*. Madrid: Ediciones Cátedras.
- Morin, E. (2004), "La epistemología de la complejidad," *Gazeta de Antropología* 20, Texto 20-02. http://www.ugr.es/~pwlac/G20_02Edgar_Morin.html
- Müller, G. B. (2007), "Evo-devo: extending the evolutionary synthesis," *Nature Reviews Genetics* 8: 943-949.
- Müller, G. B. (2008), "Evo-devo as a discipline," in Minelli A. y Fusco G. eds., *Evolving Pathways: Key Themes in Evolutionary Developmental Biology*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Müller, G. B. (2010), "Epigenetic innovation," in Pigliucci, M. y Müller G. B., *Evolution. The Extended Synthesis*. The MIT Press. Cambridge, Massachusetts.
- Nijhout, H. F. (1999), "Control mechanisms of polyphenic development in insects" *BioScience* 49 (3): 181-192.
- Pigliucci, M. y Müller G. B. (2010), "Elements of an extended Evolutionary Synthesis," in *Evolution. The Extended Synthesis*. pp. 3-17.
- Psujek, S. Y Beer D. R. (2008), "Developmental bias in evolution: evolutionary accessibility of phenotypes in a model evo-devo system," *Evolution and Development* 10 (3): 375-390.
- 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.
- Ramussen, 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.
- 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* 17: 371-379. Centro de Investigaciones de la Facultad de Filosofía y Humanidades de la Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba.
- 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* 18: 477-489.
- Weber, B. H. (2011), "Extending and expanding the Darwinian Synthesis: the role of complex systems dynamics," *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences* 42 (1): 75-81.