

EPISTEMOLOGÍA E HISTORIA DE LA CIENCIA

SELECCIÓN DE TRABAJOS DE LAS XXII JORNADAS

VOLUMEN 18 (2012)

Luis Salvatico
Maximiliano Bozzoli
Luciana Pesenti
Editores



ÁREA LÓGICO-EPISTEMOLÓGICA DE LA ESCUELA DE FILOSOFÍA
CENTRO DE INVESTIGACIONES DE LA FACULTAD DE FILOSOFÍA Y HUMANIDADES
UNIVERSIDAD NACIONAL DE CÓRDOBA



Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons atribución NoComercial-SinDerivadas 2.5 Argentina



La relación organismo-ambiente en la extensión de la síntesis biológica

Constanza Rendón* y Guillermo Folguera^o

Introducción

Desde el siglo XIX, el análisis de lo viviente se ha focalizado en diferentes aspectos de los organismos, tales como su fisiología, morfología, desarrollo ontogenético y/o evolución (Coleman 1983). Asimismo, gran parte de las investigaciones referidas a estos tópicos estuvieron, en sus comienzos, atravesadas por cierta idea esencialista acerca de la naturaleza de los organismos, lo cual contribuyó al estudio de los mismos aislados de su contexto. La teoría darwiniana rompe, en gran medida, con dicha visión esencialista al focalizar en el estudio de entidades biológicas de orden superior al organismo y plantear un enfoque variacional para estudiar la evolución (Lewontin 2002). A su vez, la teoría darwiniana resalta la importancia de las condiciones de existencia en el estudio del cambio evolutivo asignando al ambiente un rol fundamental, tal como ocurre en la teoría de selección natural (Darwin 1859 [2005]). A partir de esta ruptura, el ambiente comienza a cobrar un rol activo y definido en el estudio de lo vivo, en particular, en relación con la forma y funcionalidad de los organismos (Rieppel 1990, Lewontin 2000 [1998]). En esta teoría, el ambiente es conceptualizado como 'exterior' y, en cierto modo, antagónico a los organismos, al ser la escasez de algún recurso la causa de la supervivencia o reproducción diferencial de los mismos. De esta manera, la díada organismo-ambiente aparece, desde el inicio de la biología evolutiva, conteniendo una relación entre opuestos, es decir, entre el organismo y lo exterior a él (Lewontin 2000 [1998]).

Posteriormente, luego del denominado "eclipse del darwinismo" (Bowler 1985), las ideas evolutivas fueron incorporadas a la denominada Teoría Sintética de la Evolución (TSE). Este cuerpo teórico consolidado en las décadas del 1930' y 1940', se presentó, de allí en más, como el marco hegemónico para el estudio de la evolución biológica. Desde entonces, la genética de poblaciones ocupó un lugar fundamental dentro de la TSE, mientras que otras disciplinas, centradas en el estudio del nivel organizativo, fueron relegadas. Entre estas disciplinas se encuentran la embriología y la morfología, las cuales habían abordado el estudio de los procesos evolutivos desde otras perspectivas, incluyendo su relación con los procesos de desarrollo ontogenético de los organismos (Amundson 2005, Love 2006, Rendón y Folguera 2011). Posteriormente, entre las décadas de 1970' y 1990', pueden reconocerse diversas críticas dirigidas a los 'roles disciplinares' presentes dentro de la TSE, tales como las señaladas por autores como Gould, Lewontin y Eldredge, entre otros (ver por ejemplo Gould 1977, Gould y Lewontin 1979, Gould 1982). Ya en la década de 1990', en el marco de la denominada extensión de la síntesis biológica (Pigliucci y Müller 2010), 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 problemas evolutivos en relación con el desarrollo de los organismos. En este contexto, la integración entre la biología molecular, la genética y la biología del desarrollo fue uno de los

* U.B.A. – CONICET, constanzarendon@yahoo.com

^o U.B.A., guillefolguera@hotmail.com

aspectos fundamentales en el surgimiento de nuevos campos de conocimiento tales como las denominadas biología evolutiva del desarrollo (evo-devo) y la biología evolutiva ecológica del desarrollo (eco-evo-devo) (Gould 2002, Hall 2003, Gilbert y Epel 2009).

El objetivo central del presente trabajo es explorar el modo en que se ha conceptualizado la relación entre los organismos y el ambiente en estos campos de investigación de más reciente surgimiento, intentando reconocer las líneas de continuidad y discontinuidad con la propuesta dada al respecto por la síntesis biológica. Nuestra hipótesis general es que en evo-devo y en eco-evo-devo se manifiesta una reconceptualización de la relación organismos-ambiente respecto de la TSE, que se expresa en cambios de orden epistémico con respecto al abordaje del estudio de la evolución. Con este fin, en primer lugar presentaremos cómo se ha conceptualizado dicha relación en la TSE. Posteriormente, analizaremos cómo aparece este tópico en evo-devo y en eco-evo-devo. Finalmente, presentaremos algunos de las implicancias que los cambios propuestos por estas disciplinas conllevan en relación con la concepción de la evolución y su estudio.

La síntesis biológica y la oposición organismo-ambiente

Como adelantamos, en el marco de la TSE, la selección natural fue considerada como el principal mecanismo de cambio evolutivo de las poblaciones.¹ Un primer elemento fundamental en esta teoría fue la variabilidad heredable existente entre los organismos de una población. En la TSE se consideró que, en particular, la variabilidad genética heredable, originada mediante mutaciones independientes del ambiente, sería fundamental para dar cuenta de los cambios evolutivos (Mayr 1978). En una 'segunda etapa' del proceso, el ambiente, o más específicamente, algunos factores ambientales, provocarían la supervivencia y/o reproducción diferencial de los organismos, y el consiguiente aumento en la frecuencia de las variantes genéticas seleccionadas positivamente. El ambiente aparece así como "exterior" a los organismos e imponiendo restricciones y/o "problemas", ante los cuales aquellos aportan diversas "soluciones" (Lewontin 2000 [1998]). De este modo, en la TSE, se consolidó la imagen del ambiente contenida en la teoría darwiniana, esto es, como independiente de, y antagónico a los organismos. Cabe mencionar que, si bien posteriormente surgirían discusiones referidas a las entidades biológicas sobre las cuales podrían actuar los mecanismos evolutivos (Gould 1982, Buss 1983, Gould 2002), esta concepción de la relación organismo-ambiente no sería prácticamente revisada. Así, esta concepción 'exteriorizada' del ambiente respecto de los organismos, conllevó un enfoque del estudio de la evolución basado, fundamentalmente, en el análisis del nivel genético, aislado, en cierta medida, del contexto ecológico.

Tal como fue adelantado, en las siguientes décadas, la TSE también comenzó a sufrir 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). En particular, hacia la década de 1990, surgieron propuestas que volvieron a vincular el estudio de los procesos ontogenéticos con la evolución de los organismos (Gould 1977), tema que desarrollaremos en las secciones siguientes.

Evo-devo: organismos y genes

Como adelantamos, evo-devo se propuso la integración entre el estudio de la evolución y de los procesos de desarrollo ontogenético de los organismos. En particular, a los fines del

presente trabajo, destacaremos dos de los aportes teóricos de evo-devo a la extensión de la síntesis biológica: la concepción jerárquica de los procesos evolutivos y del desarrollo (Robert 2002, Hall 2003), y el estudio centrado en el nivel del organismo (Fox Keller 2000, Amundson 2005). Para analizar la conceptualización de la relación organismo-ambiente en esta área de conocimiento, presentaremos la clasificación elaborada por Müller (2007 y 2008) de los temas abordados en evo-devo 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. Incluye tópicos tales como heterocronías, alometrías, e innovaciones o novedades evolutivas, entre otros.
- b) Genética evolutiva del desarrollo: centrado en el estudio del rol 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 descubrimiento de los genes *Hox* (genes reguladores de aspectos fundamentales del desarrollo, muy conservados en variados grupos de organismos) en la década de 1990' ha sido uno de los hitos fundacionales en la historia de evo-devo.
- c) Biología teórica: centrado en el análisis y modelado matemático-computacional de tópicos diversos, principalmente, de procesos morfogenéticos (incluyendo la dinámica de las interacciones entre genes, células y tejidos) y de patrones de regulación y expresión génicas en sistemas de desarrollo determinados.
- d) Epigenética. estudia "cómo la dinámica de las interacciones moleculares, celulares y tisulares afecta el cambio evolutivo" (Müller 2007, p. 943). Dentro de este programa, comenzó a considerarse también la influencia de factores ambientales en esa dinámica; así este programa se intersecta con el campo de eco-evo-devo, el cual desarrollaremos en la sección siguiente.

Como puede observarse, a excepción de lo descripto para el último programa, el ambiente ecológico prácticamente no es abordado en los estudios de evo-devo. Esta ausencia se evidencia, particularmente, en los trabajos acerca de la genética del desarrollo, la cual constituye, actualmente, el programa de investigación más representado de evo-devo (Müller 2008). Así, puede afirmarse que en esta subdisciplina continuaría predominando un enfoque centrado en el nivel genético-molecular, más que en el organísmico (Robert 2002, Love y Raff 2003). Por lo tanto, si bien en principio desde evo-devo se propuso un enfoque 'sistémico' de los fenómenos, el sistema considerado parece haber quedado limitado, al menos en los tres primeros programas mencionados, por la membrana del embrión, dentro de la cual se estudia, principalmente, la interacción entre genes y sus productos durante el desarrollo (Griffiths y Gray 2005). De este modo, este abordaje focalizaría en la generación de variabilidad (en la cual el nivel genético-molecular sería el fundamental), mientras que el contexto considerado quedaría limitado al 'ambiente interno' (interior a los organismos), descartándose así la influencia del ambiente ecológico en el desarrollo y en el origen de la variabilidad (Gilbert y Sarkar 2000). Como reacción a esta exclusión surge más recientemente un nuevo campo de investigación, la biología evolutiva ecológica del desarrollo (eco-evo-devo), el cual desarrollaremos en la siguiente sección.

Eco-evo-devo: la integración del ambiente

En principio, puede decirse que el área de eco-evo-devo se propuso abordar el estudio de las implicancias evolutivas de las interacciones de los organismos en desarrollo con el ambiente. Es decir que en esta área se aborda el estudio del desarrollo situado 'en el mundo real', esto es, en un ambiente particular, contemplando factores tales como competidores, predadores, simbioses, factores físicos, entre otros, en interacción con los organismos. Aunque no totalmente novedoso, este enfoque parece modificar el abordaje "internalista" propio de los tres primeros programas de evo-devo, el cual consideró a los fenotipos como productos del genoma nuclear (Gilbert 2001, Gilbert y Bolker 2003). Siguiendo a Gilbert y Epel (2009), las problemáticas abordadas desde eco-evo-devo pueden clasificarse en tres tópicos principales: la construcción de nicho, la herencia epigenética, y el estudio de adaptaciones relacionadas con la plasticidad del desarrollo e inducidas por el ambiente.

En primer lugar, con respecto a la construcción de nicho, Lewontin (2000 [1998]) utilizó este concepto para destacar que la adaptación de los organismos al ambiente sería el resultado de una co-construcción y co-definición recíproca. Desde esta perspectiva, el ambiente aparece no como una entidad preexistente y exterior a los organismos, sino formando parte de un mismo sistema (Griffiths y Gray 2005). En la actualidad, dentro de eco-evo-devo, la construcción de nicho es abordada a partir del análisis de los cambios que los organismos, a través de su desarrollo, generan en su ambiente, de forma tal que éste se vuelve "más adecuado" para aquellos (Gilbert y Epel 2009). Es decir que los organismos pueden modificar factores ambientales que actúan como selectivos y 'dirigir' así, en parte, su propia evolución. Sin embargo, cabe señalar que la gran mayoría de los casos de construcción de nicho estudiados desde eco-evo-devo refieren a las inducciones recíprocas entre diferentes organismos (de la misma o de diferentes especies) durante su desarrollo (Gilbert y Epel 2009). En estos casos, el ambiente parece quedar restringido, principalmente, a las señales inductivas provenientes de otros organismos.

Por otra parte, el concepto de herencia epigenética refiere a "sistemas que permiten la trasmisión a la siguiente generación de la expresión fenotípica de la información en una célula o individuo" (Jablonka y Lamb 1995, citado en Gilbert y Epel 2009, p. 370). Este concepto constituye una ampliación del concepto de herencia 'clásico', ya que implica que las mutaciones no son necesarias para generar cambios fenotípicos heredables en la medida en que "(...) lo que se transmite de una generación a la siguiente son muchos componentes del fenotipo, no sólo componentes genéticos" (Jablonka 2006, p. 150). Además, esta ampliación puede incluir la herencia de características relacionadas con el ambiente que forman parte de un sistema que evoluciona y se desarrolla en conjunto con los organismos. En particular, una nueva forma de herencia basada en esta idea, es la denominada "herencia de nicho", la cual refiere a la herencia de presiones de selección previamente modificadas por procesos de construcción de nicho (Odling-Smee 2010).

El último de los tópicos abordados por eco-evo-devo focaliza en los procesos de inducción ambiental y la plasticidad del desarrollo. Algunos de los fenómenos particulares incluidos en este grupo son la acomodación y asimilación genética, y la acomodación fenotípica (Gilbert y Epel 2009). En primer lugar, en los procesos de asimilación genética, se origina un nuevo fenotipo debido a inducción ambiental y la plasticidad durante el desarrollo. Si este fenotipo es adaptativo, continúa siendo inducido por el ambiente y, si existe la posibilidad de que ese cambio pueda surgir también por alguna variante genética,

entonces esa variante podría ser seleccionada, estabilizarse 'genéticamente' (Gilbert y Epel 2009) y expresarse así independientemente del ambiente. Por el contrario, la acomodación genética refiere a la estabilización de la plasticidad en relación con el desarrollo de una característica inducible por ambiente. Esto sucede cuando no hay una variante que sea siempre más ventajosa que otras. En este caso, puede ser seleccionada la capacidad de expresión de diferentes variantes según se encuentre presente o no el factor ambiental inductor. Por último, la acomodación fenotípica refiere al ajuste adaptativo mutuo entre diferentes aspectos de un fenotipo, siguiendo a algún cambio durante el desarrollo, sin modificación genética asociada.

En conclusión, en eco-evo-devo parecen incorporarse en el estudio de la evolución múltiples relaciones que se establecen entre los organismos en desarrollo y el ambiente. A partir de lo desarrollado, podemos afirmar, además, que aparece en esta subdisciplina una nueva perspectiva acerca de la relación entre los organismos y su ambiente respecto de la presente en la TSE. El ambiente aparece aquí no solo como un factor selectivo, sino además con un rol "instructivo" -co-constituyendo a los organismos, formando parte de un mismo sistema que se desarrolla y evoluciona- y vinculado directamente con el propio origen de la variabilidad fenotípica.

Ideas finales: las nuevas subdisciplinas y los cambios epistémicos en el abordaje de la evolución

A partir de lo analizado previamente, podemos afirmar que la extensión de la TSE ha conllevado cambios importantes referentes a la conceptualización de la relación entre los organismos y su ambiente ecológico. Si bien en evo-devo, en términos generales, el ambiente se encontraría 'ausente' (exceptuando de esta conclusión al programa de la epigenética, el cual, como mencionamos, se intersecta con eco-evo-devo) sí puede apreciarse tanto su inclusión en eco-evo-devo, como un cambio significativo en la conceptualización de su relación con los organismos respecto de la presente en la TSE. Al respecto, puede señalarse que la estrecha relación entre organismos y ambiente que atraviesa a todas las teorías y fenómenos contemplados en eco-evo-devo, acercan a esta disciplina a las concepciones de la teoría de los sistemas de desarrollo. Desde esta perspectiva, el desarrollo es entendido más bien como co-desarrollo, y la evolución como cambio en sistemas conformados por organismos y ambiente (Robert 2003, Griffiths y Gray 2005, cfr. Griesemer *et al.* 2005). A su vez, este escenario plantea cambios con respecto a algunas de las concepciones tradicionales acerca de la evolución, dado que la distinción interior-exterior planteada desde la TSE, se desdibuja al dejar de considerar que el co-desarrollo y la co-evolución constituyen una excepción, tal como tradicionalmente se ha hecho. De esta manera, cobran relevancia en el estudio de la evolución los cambios que sufren los organismos durante su vida, así como el estudio de la plasticidad del desarrollo, temas tradicionalmente relegados y considerados ajenos a los procesos de cambio evolutivo. Estos tipos de cambios pueden ser, a partir de la ampliación del concepto de herencia, heredables, transmisibles a las siguientes generaciones, eventualmente seleccionados, y jugar así un rol potencialmente importante en el origen de nuevas variantes fenotípicas y en la evolución. Por otra parte, al considerar que organismos y ambiente forman un sistema de co-desarrollo y co-evolución, se plantea además una nueva visión con respecto a la individualidad: una noción de individuo "semi-permeable", como unidad funcional limitada, pero a la vez en estrecha relación con un grupo mayor (Gilbert y

Epel 2009). Este tema, a su vez, se relaciona de manera directa con la ya clásica discusión acerca de qué entidades pueden ser blanco de los procesos selectivos, ya que la noción de individualidad ha sido fundamental en dichos debates (Eldredge 1985). La concepción misma de organismos y linajes aislados, como entidades que conforman niveles de una jerarquía genealógica, es decir, como entidades que pueden ser consideradas sujetos de la selección, es severamente cuestionada. Lo que surge, entonces, a partir del enfoque planteado desde eco-evo-devo, es la propuesta de nuevas entidades pasibles de evolucionar y de ser blanco de mecanismos selectivos: los sistemas organismo-ambiente, o, bien, las relaciones que se establecen entre los organismos y su ambiente. De este modo, a partir de la reconceptualización de la relación organismos-ambiente, eco-evo-devo parece plantear importantes desafíos a la visión tradicional de la biología evolutiva, incluyendo nuevas propuestas en referencia a viejas discusiones, así como la concepción de nuevas entidades, lo cual se traduce en formas novedosas de abordar el estudio de la evolución biológica.

Notas

¹ Cabe aclarar que si bien el mecanismo de selección natural no es el único aceptado en el marco de la TSE, fue considerado, especialmente en las primeras décadas, como el mecanismo fundamental de cambio evolutivo.

Bibliografía

- AMUNDSON, RON *The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought Roots of Evo-Devo*. Cambridge. Cambridge University Press, 2005
- BOWLER, PETER J *El Eclipse del Darwinismo: Teorías evolucionistas y antevolucionistas en las décadas en torno a 1900*. Barcelona: Labor Universitaria, 1985.
- BUSS, LEO W. Evolution, development, and the units of selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **80**: 1387-1391, 1983
- COLEMAN, WILLIAM. *La biología en el siglo XIX. Problemas de forma, función y transformación*. Mexico: Fondo de cultura económica, S. A. de C. V., 1983.
- DARWIN, CHARLES. *El origen de las especies*. Madrid: Editorial Edaf S.A., 1859 [2005].
- ELDREDGE, NILES *Unfinished Synthesis. Biological Hierarchies and Modern Evolutionary Thought*. New York: Oxford University Press, 1985.
- FOX KELLER, EVELYN *Lenguaje y Vida*. Buenos Aires: Ediciones Manantial, 2000.
- GILBERT, SCOTT F; SARKAR, SAHOTRA. Embracing complexity: organicism for the 21st century. *Developmental dynamics* **219**: 1-9, 2000
- GILBERT, SCOTT. F Ecological Developmental Biology: Developmental Biology Meets the Real World. *Developmental Biology* **233**: 1-12, 2001.
- GILBERT, SCOTT F, BOLKER, JESSICA A. Ecological developmental biology: preface to the symposium. *Evolution and Development* **5**: 3-8, 2003
- GILBERT, SCOTT F.; EPEL, DAVID. *Ecological Developmental Biology: Integrating Epigenetics, Medicine, and Evolution*. SinauerAssociates, Inc. Publishers, 2009.

- GOULD, STEPHEN. J. *Ontogeny and Phylogeny*. Cambridge: The Belknap Press of Harvard University, 1977.
- GOULD, STEPHEN. J.; LEWONTIN, RICHARD C. The spandrels of San Marco and the panglossian paradigm. *Proceedings of the Royal Society of London* **205**: 581-598, 1979
- GOULD, STEPHEN. J. Darwinism and the expansion of evolutionary theory. *Science* **216**: 380-386, 1982.
- GOULD, STEPHEN. J. *The Structure of the Evolutionary Theory*. Cambridge: The Belknap Press of Harvard University Press, 2002.
- GRIESEMER, JAMES, HABER, MATTHEW H.; YAMASHITA, GRANT ; GANNETT, Lisa Critical notice: Cycles of contingency – developmental systems and evolution. *Biology and Philosophy* **20**: 517-544, 2005.
- GRIFFITHS, PAUL E.; GRAY, RUSSELL D. Discussion: Three ways to misunderstand developmental systems theory. *Biology and Philosophy*, vol. 20: 417-425, 2005.
- HALL, BRIAN K. 2003 “Evo-Devo: evolutionary developmental mechanisms”. *International Journal of Developmental Biology* **47**: 491-495.
- JABLONKA, EVA. Genes as followers in evolution-a post synthesis synthesis? *Biology and Philosophy*, **21**: 143-154, 2006
- LEWONTIN, RICHARD C. Genes, organismo y ambiente. Gedisa editorial, 2000 [1998]
- LEWONTIN, RICHARD C. El sueño del genoma humano y otras ilusiones. Barcelona: Ediciones Paidós, 2002
- LOVE, ALAN. C. Taking development seriously: who, what, when, where, why, how?. *Biology and Philosophy* **21**: 575-589, 2006.
- LOVE, ALAN. C.; RAFF, R. A. Knowing your ancestors: themes in the history of evo-devo. *Evolution and Development* **5**: 327-330, 2003.
- MAYR, ERNST. La evolución. *Investigación y Ciencia*. (26): 7-16, 1978.
- MÜLLER, GERD B. Evo-devo: extending the evolutionary synthesis. *Nature Reviews Genetics* **8**: 943-949, 2007.
- MÜLLER, GERD B. Evo-devo as a discipline, en MINELLI, ALESSANDRO Y FUSCO, GIUSEPPE. (eds). *Evolving Pathways: key themes in evolutionary developmental biology*. Cambridge University Press, 2008.
- ODLING-SMEE, JOHN. Niche inheritance. Pp. 178-207, en: PIGLIUCCI, MASSIMO Y MÜLLER, GERD B. (eds) *Evolution. The extended synthesis*. Cambridge, Massachusetts: The MIT Press., 2010.
- PIGLIUCCI, MASSIMO; MÜLLER, GERD B. Elements of an extended evolutionary synthesis, Pp. 3-17, en. PIGLIUCCI, MASSIMO Y MÜLLER G. B. (eds). *Evolution. The extended synthesis*. Cambridge, Massachusetts: The MIT Press, 2010.
- RENDÓN, CONSTANZA; FOLGUERA, GUILLERMO. Jerarquías en biología: el vínculo entre la evolución y el desarrollo de los organismos. Pp. 371-379, en: VELASCO, MARISA Y VENTURELLI, NICOLÁS (eds) *Epistemología e Historia de*

-
- la Ciencia* 17. Córdoba: Centro de Investigaciones de la Facultad de Filosofía y Humanidades de la Universidad Nacional de Córdoba, 2011.
- RIEPEL, OLIVIER. Structuralism, Functionalism, and the Four Aristotelian Causes *Journal of the History of Biology*, 23 (2): 291 - 320, 1990.
- ROBERT, JASON S How developmental is evolutionary developmental biology?. *Biology and Philosophy* 17. 591-611, 2002.
- ROBERT, JASON. S. Developmental systems and animal behaviour *Biology and Philosophy* 18: 477-489, 2003