
ENFOQUES Y DESENFUQUES DE LOS PROGRAMAS DE INVESTIGACIÓN DE LA BIOLOGÍA EVOLUTIVA DEL DESARROLLO

GUILLERMO FOLGUERA

A. INTRODUCCIÓN

En su artículo “Natural selection and self-organization: a deep dichotomy in the study of organic form”, Marta Linde Medina (2010), indaga acerca de qué tipo de programa de investigación debe propiciarse actualmente en la biología evolutiva del desarrollo (Evo-Devo). En particular, la autora se interroga sobre la pertinencia de dos alternativas: por un lado, el programa “evolutivo” o perspectiva “externalista”, y por otro, un tipo de investigación “internalista”. El primero se centra en el “encendido” y “apagado” de genes a través del desarrollo de los organismos, mientras que el segundo excluye la acción de un factor “externo” al organismo —la selección natural, en este caso— contraponiéndose así con los pilares clásicos de la síntesis biológica moderna, a la vez que haciendo foco en los estudios realizados desde la física de la complejidad.

En este sucinto comentario mi intención es realizar algunos aportes respecto de dicha problemática. Sin embargo, cabe adelantar que mi interés principal no será “resolver” aquella dicotomía (como si acaso pudiera hacerse de manera individual), sino más bien presentar algunos aspectos que a mi entender son relevantes y que en principio no están siendo considerados en el debate. Tal como se intentará argumentar, su inclusión promueve la restricción de los alcances de dicha dicotomía a casos particulares dentro del área de la Evo-Devo. Con este fin, el trabajo presenta tres secciones claramente delimitadas. La primera analiza algunos sesgos y recortes que se han dado en la “elección” de cada uno de los disyuntos. En particular, se considerarán aquellos aspectos relativos a algunas de las críticas que durante el último tercio del siglo XX se dirigieron a los pilares de la síntesis moderna. La segunda sección realiza una

Grupo de Investigación de Filosofía de las Ciencias, CONICET. Grupo de Investigación de Historia de la Ciencia, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Argentina. / guillefolguera@yahoo.com.ar

Este texto comenta el artículo de Marta Linde Medina, “Natural selection and self-organization: A deep dichotomy in the study of organic form,” *Ludus Vitalis*, vol. XVIII, num. 34, 2010, pp. 25-56. Disponible en www.ludusvitalis.org/debates

Ludus Vitalis, vol. XIX, num. 35, 2011, pp. 325-331.

aproximación al contexto general de la biología prestando particular atención a la relación que presenta con el “resurgimiento” y consolidación de la Evo-Devo. Finalmente, la tercera sección vuelve a centrarse en la dicotomía, tratando de comprender mejor su sentido y su alcance luego del recorrido realizado.

B. DESENFOCANDO LOS DISYUNTOS

En su recorrido a través de la historia, Marta Linde Medina señala algunos de los elementos que habrían contribuido a la marginación del estudio del desarrollo de los organismos en la síntesis biológica moderna. De este modo, durante gran parte del siglo XX, la embriología quedó excluida del estudio de la evolución (Raff y Love 2004, Amundson 2005), y el análisis de los procesos evolutivos quedó entonces restringido básicamente a la genética de poblaciones (Moya 1989, Amundson 2005). En los últimos años del siglo XX, el “retorno” de la biología del desarrollo a la síntesis moderna era un evento tan esperado como necesitado. Como era de esperar, su “incorporación” en la síntesis se dio, en términos generales, en clave genético-molecular (Robert 2002, Love y Raff 2003, Hendrikse, et al. 2007).

En este apartado se realiza una búsqueda de aspectos que no están siendo considerados en el análisis de Linde Medina, tratando de incluir en el debate una mirada que “desenfoca” la disyunción. A modo de inicio, cabe preguntar acerca de cuáles aspectos evolutivos son considerados y cuáles son marginados. En una primera aproximación, uno de los elementos significativos es la identificación entre evolución y adaptación presupuesta en el trabajo de Linde Medina. Ciertamente, esta identificación en la historia de la biología dista de ser un elemento novedoso, tratándose de un sesgo propio de investigadores y corrientes teóricas que han exacerbado los alcances teóricos, epistemológicos y metodológicos de las disciplinas que se ocupan de los niveles inferiores de las jerarquías biológicas (genética, genética-molecular y biología molecular). Justamente por ello, esta propuesta de “desenfocar” resulta tan importante, dado que en las últimas cuatro décadas la identificación entre evolución y adaptación sufrió numerosos y diversos embates (a modo de ejemplo, cf. Gould y Lewontin 1979), cuya consideración resulta inevitable en el marco de la integración entre desarrollo y evolución. Por un lado, cabe mencionar que la identificación entre evolución y adaptación implica excluir los procesos evolutivos alternativos a la selección natural propuestos en el marco mismo de la genética de poblaciones. A su vez, recordemos que el panseleccionismo presupone una única área de evolución que “aporta” los procesos evolutivos, siendo el resto de las áreas de evolución (tal como la macroevolutiva) una mera consecuencia fenoménica de aquella. Posteriormente retomaremos estas consideraciones; por el momento nos basta

con indicar que el alcance de la microevolución (y de la selección natural como el mecanismo evolutivo central) fue uno de los tópicos centrales discutidos en la biología evolutiva de las décadas de 1970 y 1980.

¿Cómo afecta lo mencionado al caso particular de Evo-Devo? Ciertamente es que diferentes científicos y vías de investigación han señalado con frecuencia que la biología del desarrollo permitiría una consideración *a priori* de un “escenario adaptativo”, conceptualizando el desarrollo de los organismos como un carácter complejo, *target* de una selección direccional de gran magnitud. Sin embargo, parece pertinente “sospechar” de escenarios selectivos que son considerados “puntos de partida”, más que de “llegada”. En otras palabras, el supuesto de que la selección natural es el mecanismo evolutivo predominante en un determinado escenario debe ser analizado detenidamente y contrastado con las otras opciones. Por todo ello, a fines de comprender mejor el tipo de “integración” entre biología y desarrollo resulta imperioso extender el concepto de evolución en un doble sentido: tanto dentro del ámbito microevolutivo, como entre los diferentes ámbitos evolutivos.

Otro de los elementos que merece ser revisado refiere a la relación organismo-ambiente. Propiamente, desde la consolidación de la teoría evolutiva, se sostiene que no hay organismos “aislados”, sino que se presentan en una “diada” junto con el ambiente. Sin embargo, el modo en que se caracterizó la relación organismo-ambiente desde el programa de la síntesis moderna recibió cuestionamientos importantes a partir de la década de 1970. Uno de ellos está relacionado con el libro *Alicia a través del espejo*, de Lewis Carroll. Me refiero a la denominada “hipótesis de la reina roja”, la cual sugiere entre una de sus muchas interpretaciones una relación de gran complejidad entre el ambiente y el organismo. Los seres vivos, al igual que la reina roja del escritor británico, deben “correr” para “permanecer en su lugar”. De este modo, organismo y ambiente presentan una relación dinámica y cambiante, siempre “desfasada”. Oportunamente, esta crítica también formaría parte de un cuestionamiento general al programa panadaptacionista. Sin embargo, las complejidades de dicha relación no justifican la ausencia del ambiente en los estudios del desarrollo del organismo. En este sentido, la sola consideración de leyes “internas” al organismo para dar cuenta de su desarrollo, en cuanto programa totalizante, sólo puede entenderse como reacción a la hegemonía de la síntesis moderna (un “jugar a las negras” en términos ajedrecísticos). Aquí no se está negando que, para determinados casos particulares, no tenga capacidad explicativa un abordaje que sólo se centre en las leyes “internas” de los organismos. No obstante, al igual que para el caso mencionado con anterioridad, la exclusión de los aspectos ambientales relativos a un fenómeno biológico debería ser considerada “un punto de llegada” más que uno de “partida”.

C. DESENFOCANDO LA DISYUNCIÓN

En la sección anterior se han señalado algunos elementos que no fueron considerados en los programas de investigación que componen la dicotomía analizada por Linde Medina. En este nuevo apartado, se insistirá con un nuevo paso para “desenfocar” la citada dicotomía, pero aplicado ahora sobre la disyunción misma, a fines de reconocer algunos de los elementos centrales de la biología de las últimas décadas. De este modo, se analizarán algunos aspectos del trasfondo disciplinar que acompañó el origen y consolidación de Evo-Devo. Así, hay al menos tres ítems que considero que deben ser incluidos para comprender más cabalmente el contexto disciplinar de la disyunción aquí analizada.

En primer lugar, el reconocimiento que dicho debate se sitúa sobre un “desdoblamiento” de la biología: la separación entre la biología funcional y evolutiva. En palabras de Morange: “La separación entre biología funcional y evolutiva fue esbozada por Ernst Mayr (...), pero no mostró cómo ajustar estos dos enfoques a los fenómenos biológicos; más seriamente, no enfatizó la necesidad de hacerlo” (Morange 2011, p. 69). Esta separación es un aspecto central para la comprensión de los programas de investigación de Evo-Devo, en la medida en que se trata, justamente, de una disciplina que tiene entre sus objetivos centrales la integración de aspectos funcionales y evolutivos. Los efectos generados por este “desdoblamiento” han sido (y continúan siendo) múltiples, por lo que la pregunta acerca de los programas de investigación en Evo-Devo se presenta —también— como una excelente oportunidad para avanzar en este proceso integrativo general que involucra a toda la biología.

El segundo elemento a considerar se refiere a la crisis de los programas reduccionistas en la biología, que se ha manifestando durante los últimos años. Recordemos que en la biología contemporánea fueron priorizados los niveles inferiores, tal como señala Linde Medina (2010) respecto del nivel genético. Aun cuando algunos autores no acuerdan con este diagnóstico, considero que esta situación dista de quedar confinada a un área en particular. Veamos dos casos que lo ilustran. Quizás uno de los aspectos que mejor ejemplifican el problema sea el de la relación entre genotipo y fenotipo. En las primeras décadas del siglo XX se formuló un conjunto teórico de gran riqueza para dar cuenta del origen de la variación genética; a partir de ello, la relación directa entre genotipo y fenotipo se propuso como una premisa del propio programa reduccionista presente en la síntesis moderna. Sin embargo, en las últimas décadas ha comenzado a reconocerse una relación de tipo no lineal entre el genotipo y el fenotipo, con diversas consecuencias en el seno de la biología. Entre ellas, este hiato se relaciona de manera directa con el presente y el futuro disciplinar de Evo-Devo, en la medida en que esta área de conocimiento podría subsanar

una de las principales “carencias” de la síntesis moderna: el conocimiento del origen de la variación fenotípica (Kirschner y Gerhart 2010).

Otro caso que ilustra la crisis del programa reduccionista involucra los “alcances” de la extrapolación de los estudios microevolutivos para la comprensión de la evolución como un todo. Este tópico fue objeto de advertencias incluso dentro de la propia síntesis moderna (ver, por ejemplo, Simpson 1944). Aun así, recién en la década de los setenta esta extrapolación es severamente cuestionada, a partir de investigaciones que señalaron cierta incapacidad (total o parcial) de la microevolución para dar cuenta de todos los fenómenos evolutivos. Estos inconvenientes conllevaron a que numerosos autores no sólo propusieran mecanismos complementarios a los de la genética de poblaciones, sino también a que se generara y consolidara una conceptualización jerárquica para la vida en diacronía, bajo la forma de lo que Eldredge (1985) denominó “jerarquías genealógicas”. Es muy interesante reconocer cómo el problema jerárquico también atraviesa diversas problemáticas de Evo-Devo. Por ejemplo, tal como señala Linde Medina, esta área de conocimiento presenta en su seno la tensión entre los niveles genético y organísmico. La problemática de la jerarquía se expresa también en el hecho de que algunas de las preguntas principales en la investigación son propiamente macroevolutivas (aparición de los planes corporales, etc.). Por ello, si bien aún hay diversidad de criterios respecto de cuáles son —o deberían ser— los temas y objetivos propios de esta nueva disciplina, parece haber un consenso en admitir que uno de sus supuestos teóricos principales es la naturaleza jerárquica de la evolución y del desarrollo (Robert 2002, Hall 2003).

El tercer elemento que considero que debe ser incluido en el análisis, y con el cual Linde finaliza su trabajo, se trata de los intentos de extensión de la síntesis moderna realizados en los últimos años. ¿De qué se trata, efectivamente, dicha extensión? En principio, tal como menciona la autora, la extensión es una “ampliación de campos”. Ciertamente, las propuestas de extensión de la síntesis moderna en la actualidad —tal como el caso de “Altenberg 16”— han incluido la incorporación de áreas tales como Evo-Devo, genética y macroevolución. Sin embargo, la extensión —al menos en la propuesta de “Altenberg 16”— no sólo involucraría un incremento de las áreas de investigación, sino también la modificación de la estructura de la síntesis moderna y la revisión del denominado “centrismo del gen” (Love 2010, Pigliucci y Müller 2010).

D. RENFOCANDO: EL PROBLEMA COMO OPORTUNIDAD Y LA OPORTUNIDAD COMO PROBLEMA

Luego de nuestro recorrido, cabe retornar a la dicotomía propuesta por Linde Medina acerca de los programas de investigación de Evo-Devo. Ciertamente, cada uno de los disyuntos que la componen ha mostrado

numerosas virtudes, logrando presentarse como un programa de investigación necesario dentro de Evo-Devo. Incluso, tal como precisa la autora, ambos programas presentan potencialmente diferentes modos de relación y compatibilidad (Weber y Depew 1996). De hecho, en la actualidad coexisten numerosos programas de investigación dentro de Evo-Devo (ver, por ejemplo, Müller 2007). Sin embargo, más allá de la compatibilidad entre ambos programas analizados, en este recorrido se ha detectado que dicha propuesta dicotómica ya involucra una serie de recortes y sesgos, que deben ser reconocidos y evaluados. Estos elementos no cuestionan la pertinencia de tales programas de investigación sino más bien sus alcances, en la medida en que se pretendan totalizadores para toda el área de Evo-Devo. Tal como se ha mencionado, tanto la idea de que un determinado carácter es objeto únicamente de presiones selectivas, como la no consideración del ambiente en el estudio de los fenómenos del desarrollo, se basan en una serie de supuestos que deben necesariamente ser contrastados. A su vez, el escenario actual de extensión de la síntesis moderna, de crisis del programa reduccionista y de restructuración de las relaciones entre niveles (y entre las subdisciplinas correspondientes) conduce a la necesidad de proponer programas de investigación para toda la jerarquía biológica y no sólo para los niveles inferiores. El camino trazado por Linde Medina es de vital importancia y sin duda es uno de los accesos a una problemática de enorme complejidad acerca de la pluralidad de programas de investigación en Evo-Devo. Una pluralidad que, tal como hemos presentado, debe ser capaz de atravesar tanto los aspectos funcionales-evolutivos y externalistas-internalistas, como los diferentes niveles de lo viviente.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco la lectura atenta y los comentarios críticos realizados por Olimpia Lombardi, Julián Mensch y Ana Carolina Hecht, que sin duda han enriquecido el presente trabajo.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Amundson, R. (2005), *The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought. Roots of Evo-Devo*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Eldredge, N. (1985), *Unfinished Synthesis. Biological Hierarchies and Modern Evolutionary Thought*. Nueva York: Oxford University Press.
- Gould, S. J. y Lewontin, R. C. (1979), "The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm. A critic of the adatacionism program", *Proceedings of the Royal Society of London B* 205: 581-598.
- Hall, B. K. (2003) "Evo-Devo: evolutionary developmental mechanisms" *International Journal of Developmental Biology* 47: 491-495.
- Hendrikse, J. L., Parsons, E. T. y Hallgrímsson, B. (2007), "Evolvability as the proper focus of evolutionary developmental biology", *Evolution and Development* 9: 393-401.
- Kirschner, M. W. y Gerhar, J. C. (2010), "Facilitated variation", in M. Pigliucci y G. B. Müller (eds.), *Evolution. The Extended Synthesis*. Cambridge: MIT Press, pp. 253-280.
- Linde Medina, M. (2010), "Natural selection and self organization: a deep dichotomy in the study of organic form" *Ludus Vitalis* 18: 25-56.
- Love, A. C. (2010), "Rethinking the structure of evolutionary theory for an extended synthesis", in M. Pigliucci y G. B. Müller (eds.), *Evolution. The Extended Synthesis*. Cambridge: MIT Press, pp. 403-441.
- Love, A. C. y Raff, R. A. (2003), "Knowing your ancestors: themes in the history of Evo-Devo", *Evolution and Development* 5: 327-330.
- Morange, M. (2011), "What will result from the interaction between functional and evolutionary biology?", *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences* 42: 69-74.
- Moya, A. (1989), *Sobre la estructura de la teoría de la evolución*. Barcelona: Editorial Anthropos.
- Müller, G. B. (2007), "Evo-Devo: extending the evolutionary synthesis", *Nature* 8: 943-949.
- Pigliucci, M. y Müller G. B. (2010), "Elements of an extended evolutionary synthesis", in M. Pigliucci y G. B. Müller (eds.), *Evolution. The Extended Synthesis*. Cambridge: MIT Press, pp. 3-17.
- 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: 51-89.
- Robert, J. S. (2002), "How developmental is evolutionary developmental biology?" *Biology & Philosophy* 17: 591-611.
- Simpson, G. G. (1944), *Tempo and Mode in Evolution*. Columbia University Press, Nueva York.
- Weber, B. H. y Depew, D. J. (1996), "Natural selection and self organization", *Biology & Philosophy* 11: 33-65.