

# La teoría de sistemas en desarrollo: una vía para resolver la tensión entre las perspectivas “internalista” y “externalista” en la biología evolutiva\*

Developmental Systems Theory: A Way to Solve the Tension Between “Internalist” and “Externalist” Perspectives in Evolutionary Biology

Eugenio Andrade<sup>†</sup>

## Resumen

La teoría de sistemas en desarrollo (TSD) define una vía para solucionar el debate “externalismo/internalismo” en las teorías de la evolución abriendo el camino hacia una síntesis expandida. Para justificar que la epigénesis y la auto-organización (AO) son condiciones previas a la selección natural (SN), utilizaré la idea de las especies como individuos, la cual permite equiparar las etapas de especiación propuestas por Flegr con las etapas caracterizadas por Salthe para todo sistema en desarrollo: i) juvenil –plástica, sin constricciones–, ii) madurez –constreñimientos estructurales positivos–, y iii) senectud –constreñimientos negativos–. Argumentaré que mientras la AO estimula la emergencia de novedades que son sometidas al escrutinio de la SN, la SN favorece las formas plásticas capaces de explorar nuevas configuraciones por AO. Planteamiento acorde con la TSD que explica la evolución por acomodamientos estructurales a múltiples niveles, a lo largo del desarrollo, y no por variaciones genéticas azarosas, favoreciendo un acercamiento entre el neodarwinismo y las perspectivas epigenéticas.

*Palabras claves:* auto-organización - selección natural - teoría de sistemas en desarrollo - internalismo - externalismo - restricciones estructurales - selección interna - selección orgánica

## Abstract

Developmental systems theory (DST) defines a way to solve the “externalism/internalism” debate in evolutionary theories, paving the path towards an expanded synthesis. In order to justify that epigenesis and self-organization (SO) are prior conditions for natural selection (NS), I will make use of the idea of species as individuals for it allows to equate the speciation stages described by Flegr with Salthe’s periods that characterize every developmental system: i) young–plastic, unconstrained–, ii) mature–positively constrained–and iii) senescence–negatively constrained. I will argue that while SO promotes the emergence of novelties that are submitted to NS scrutiny, NS retains plastic forms capable to explore new configurations by SO. Statement that accords with DST, for it accounts for evolution by means of structural adjustments at multiple levels during development, a not by random genetic variations, favoring an approachment between Neo-Darwinian and Epigenetic views.

*Keywords:* self-organization - natural selection - developmental systems theory - internalism - externalism - structural constraints - internal selection - organic selection

---

\* Recibido: 1 de Abril de 2016. Aceptado con revisiones: 5 de Diciembre de 2016.

<sup>†</sup> Departamento de Biología-Universidad Nacional de Colombia. Para contactar al autor, por favor, escribir a: leandrade@unal.edu.co. *Metatheoria* 8(1)(2017): 145-155. ISSN 1853-2322.

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

## 1. La perspectiva “internalista” en las teorías epigenéticas y de la auto-organización (AO)

La AO es un proceso de establecimiento de acoples entre entidades que da lugar a la emergencia de sistemas organizados. Este proceso requiere de gradientes de energía en condiciones de apertura y desequilibrio, de modo que, al maximizar la disipación de entropía hacia el exterior, la entropía interna disminuye, generando restricciones u organización interna. Los sistemas emergentes se estabilizan entre umbrales de energía definidos, aunque en puntos críticos inestables adoptan una, de entre al menos dos conformaciones alternativas accesibles y diferentes. Los puntos críticos inestables conducen a desvíos y/o bifurcaciones contingentes e impredecibles, manteniendo la coherencia funcional interna y externa con el medio circundante. Las formas de vida en su desarrollo y evolución siguen trayectorias dependientes tanto de la historia como de las condiciones específicas de interacción con un medio ambiente local en un lapso determinado que posibilita el acceso a nuevas configuraciones en los puntos de bifurcación. Este enfoque internalista, debe ser integrado con toda propiedad a las teorías evolutivas (Andrade 2009) como condición para acercar el neo-darwinismo con las perspectivas epigenéticas y auto-organizacionales. Prigogine y Stengers (1984) describieron patrones organizados en reacciones químicas lejos del equilibrio en las cuales se constataba la existencia de bifurcaciones en las trayectorias descritas por las variaciones de parámetros químicos. Las condiciones externas posibilitan la AO y definen los umbrales de estabilidad térmica, pero no especifican el tipo de organización generado. La forma de los organismos no ha sido definida por la SN, sino por la dinámica y organización interna. La forma aparece como resultado de las interacciones entre los componentes constitutivos y las restricciones impuestas por el sistema sobre los niveles internos constitutivos, a consecuencia del intento de mantener un acople con el medio ambiente externo. Los organismos son sistemas que a medida que se auto-organizan, determinan en cada momento la manera como interactúan con el medio ambiente en cada una de las etapas de su ontogenia (Maturana & Varela 1992).

De acuerdo con la teoría de sistemas en desarrollo (TSD), cada factor que contribuye al desarrollo sea genético, hormonal, nutricional, o medio ambiental es una fuente informativa (Oyama 1985, 2000, Oyama *et al.* 2001). Todos ellos son necesarios para que el sistema complete su ontogenia y pueda propagar su organización. En este sentido las variaciones poblacionales fuente de potencial evolutivo, se deben a las modificaciones ontogenéticas individuales surgidas de los ajustes a los parámetros metabólicos, fisiológicos, de diferenciación celular, conductuales y de interacción social. En cada ajuste se generan restricciones internas es decir información estructural, razón por la cual la teoría de la AO encuentra puntos afines con la TDS, más aún si se considera que el desarrollo ontogenético requiere de un suministro permanente de energía, lejos del equilibrio térmico.

La biología teórica oscila entre dos explicaciones, la “externalista” (SN y mutacionismo genético) o la “internalista” (AO y epigénesis), tensión que incentiva la investigación que permita responder en qué medida la ontogenia está determinada por un programa genético surgido al azar y fijado por SN, y en qué medida depende de ajustes fenotípicos coordinados a múltiples niveles inducidos como respuesta a las fluctuaciones del medio ambiente. Pero se requiere un cambio de enfoque que permita concebir la ontogenia como un proceso en el que el propio sistema en desarrollo de acuerdo con la detección selectiva de factores dispersos en el medio ambiente genera constricciones internas que dan lugar a la morfogénesis. Pero a diferencia del determinismo blando del lamarckismo, derivado de las explicaciones físicas clásicas, se requiere de una explicación evolutiva basada en la contingencia histórica, aunque más allá del mutacionismo azaroso de los neo-darwinistas. Una visión basada en el reconocimiento de los organismos como agentes que inciden en asuntos relacionados con las condiciones inmediatas de vida, donde la imposibilidad de predecir el curso futuro de la evolución radica en la existencia de respuestas creativas que se deciden a nivel individual y son seleccionadas a nivel poblacional. En este punto de la discusión, acojo la propuesta de Arthur (1997) y Caponi (2008b)

de retomar la selección interna (SI) de Whyte. Es decir, si la ontogenia es una secuencia de pasos en los que se van imponiendo restricciones, cada paso debe ser chequeado internamente por su congruencia y coordinación funcional y ontogénica. La SI de los ajustes estructurales apropiados, define la viabilidad paso a paso de las formas funcional y ontogénicamente posibles, las cuales dan lugar a los individuos variantes que en vida libre serán chequeados por la SN en nichos ecológicos determinados, es decir la coordinación interna favorece la adecuación darwiniana (Whyte 1965, Arthur 1997).

Pero la TSD no se limita al reconocimiento de una agencia exclusiva de los organismos, sino de todos y cada uno de los subniveles constitutivos (órganos, tejidos, células, metabolismo, expresión genética, etc.) que forcejean por ajustarse generando un acople funcional recíproco o lo que sería una “co-adaptación interna”. Para entender la “SI” hay que recordar que Whyte (1965) buscaba un principio unitario físico-biológico de explicación basado en una configuración característica invariante debida a procesos homeostáticos que tienen lugar en las vías de desarrollo, punto recogido posteriormente por Frank (2007). El patrón invariante resuena a la etapa de convergencia morfológica en la ontogenia denominada filo-típica, a partir de la cual se dan las diferenciaciones al desarrollo (Kalinka *et al.* 2010, Domazet-Lošo & Tautz 2010, Irie & Sehara-Fujisawa 2007, Prud-Homme & Gompel 2010), además de la existencia de procesos homeostáticos explicados mediante las normas de reacción del desarrollo (Pigliucci & Schlichtig 1998).

La AO posibilita numerosas trayectorias, pero los filtros selectivos internos dejan únicamente las que satisfacen algún criterio local de funcionalidad. Los patrones morfológicos emergen a partir de variaciones influenciadas por las condiciones locales del entorno chequeados por la SI a lo largo de la ontogenia. La ontogenia sería un proceso altamente conservado y homeostático, aunque daría lugar a las variantes individuales que en la población son sometidas al escrutinio de la SN. Es decir, la ontogenia entendida como una secuencia de ajustes estructurales a distintos niveles explicaría el origen de las variaciones evolutivas. Habiendo más de un tipo de ajuste accesible en cada paso ontogénico y a cada nivel de la organización, es de esperar una alta diversidad fenotípica en las poblaciones aún si la composición genética se mantiene homogénea o no ha divergido sustancialmente.

La existencia de elecciones individuales fue explicada por Baldwin (1896) cuando propuso la “selección orgánica” como un nuevo factor de evolución, la cual definió como la capacidad heredable de acomodarse somáticamente a las condiciones cambiantes del medio ambiente. Aunque Baldwin se refería a la capacidad de adaptación por aprendizaje, explícitamente dejaba espacio para incluir los acomodamientos estructurales internos. Gottlieb (2001) defiende que estos acomodamientos se realizan a diferentes niveles, incidiendo sobre procesos metabólicos, fisiológicos, división y diferenciación celular, comportamiento, aprendizaje e interacción social. En esta perspectiva habría que reconocer que los organismos detectan e interpretan como señales las perturbaciones fisicoquímicas del exterior, y no solo ajustan su estructura interna, sino que construyen nichos, modifican el medio y sus estrategias de sobrevivencia, generando así las condiciones de su selección (Laland & Boogert 2010, Odling-Smee *et al.* 2003). Para Oyama (2000) el embrión en desarrollo es un sistema auto-organizador que utiliza factores formativos tanto genéticos como ambientales. En los estados tempranos de la evolución animal, el desarrollo estaba guiado principalmente por determinantes morfológicos suministrados por el medio externo y que actuaban sobre agregados celulares primitivos con poca restricción conformacional (Ho & Sauderns 1979, Goodwin 1994, Jablonka & Lamb 1995, 1998, Newman & Muller 2000). A lo largo de la evolución, la acción de factores del medio ambiente externo fue reemplazada por proteínas codificadas genéticamente que ejercen un impacto definitivo sobre la morfología resultante. Este proceso evolutivo denominado “asimilación genética” conectó la morfogénesis a un circuito génico que hizo más eficiente las ontogenias al liberarlas de la dependencia de algunos factores ambientales. Los sistemas de regulación que controlan el prendido o apagado de los genes no están predeterminados, sino que se establecieron en confluencia con una diversidad de factores en un momento y lugar determinados. En este sentido se ha afirmado que los genes llegaron tarde a la evolución y fueron seleccionados justamente porque consolidan procesos ontogénicos que previamente dependían de la inducción externa (Newman & Muller 2000, Salazar-La Ciudad *et al.* 2003, West-Eberhard 1989, 2003). Esta idea se ilustra mediante

la metáfora de paisaje epi-genético de Waddington (1957, 1961), la cual ilustra como las vías de desarrollo se habilitan a medida que la ontogenia transcurre de estados indiferenciados inestables a diferenciados y estables. Las bifurcaciones se representan por puntos inestables en los que el sistema elige una de las alternativas estructurales accesibles, mientras que los valles profundos representan estados de baja entropía, estables a consecuencia de las restricciones generadas.

## 2. La auto-organización y la epigénesis como condiciones de la selección natural

El neo-darwinismo adoptó la estrategia de sobreestimar el azar, para resaltar el papel creativo de la SN. El descubrimiento del azar aliviaba el inconformismo con el determinismo que imponía la visión mecánica, prefigurando un espacio ontológico a la indeterminación, la creatividad, (¿la libertad?), pero lamentablemente se interpretó como una expresión referida al carácter ciego de las respuestas de los organismos, al insistir que las variaciones evolutivas surgen independientemente del contexto de relaciones existentes entre los organismos y el medio ambiente. De esta manera la SN se posicionó como el argumento sustitutivo a todo tipo de actividad morfo-genética intrínseca a los organismos, convirtiéndose en una fuerza externa que impone el orden y el equilibrio a la diversidad de producciones de la naturaleza. Plantear que las variaciones surgen preferentemente por mutaciones genéticas azarosas, conduce a subestimar otras instancias de variabilidad. La noción de azar entendida como la exploración sin sesgos y ciega de las permutaciones genéticas posibles debe ser sustituida por un indeterminismo contextualizado en el que las exploraciones morfológicas se dan entre alternativas restringidas y posibles en circunstancias locales y contingentes. Exploraciones que tienen lugar durante la ontogenia de los organismos y que son chequeadas en cada paso por la “SI” antes de ser sometidas a la SN para su adaptación al medio externo.

Los neo-darwinistas se han opuesto tanto a la AO como al reconocimiento del papel positivo que juegan las restricciones estructurales. Para Gould (2002) las “constricciones” tienen un papel causal positivo, es decir que bloquean rutas de cambio posibles, pero también definen el abanico de formas realmente posibles y accesibles, dentro de las cuales se eligen los futuros caminos de la evolución (Martínez & Andrade 2014). Los organismos tienen la inclinación a variar independientemente de la SN, debido a las constricciones estructurales que generan un sesgo ontogenético (Caponi 2008a). Sin embargo, en los puntos de inestabilidad pertenecientes a cada uno de los niveles que conforman a los organismos, se definen los acomodamientos estructurales apropiados en un contexto medio ambiental específico. La SN favorece los fenotipos capaces de acomodarse a las condiciones específicas del medio generando nuevos modos de interactuar con otros, fenómeno que se enmarca dentro de los procesos de AO. En este sentido la SN sería el resultado de una gran cantidad de factores contingentes que actúan en un espacio tiempo específico sobre una población, y que da lugar a la retención de las constituciones genéticas y fenotípicas de individuos suficientemente plásticos como para poder modificar con éxito sus estrategias de vida. Por consiguiente, las “elecciones” individuales tanto de ajustes estructurales internos a diversos niveles, como de las acciones correspondientes que se proyectan al exterior, están a la base del proceso evolutivo, en otras palabras, la sobrevivencia es el premio para los individuos que adoptan las estrategias adecuadas para utilizar el medio ambiente en su beneficio.

A continuación, discutiré la extrapolación darwiniana de la selección artificial (cruces dirigidos para obtención de razas) para explicar la generación de especies por SN. La práctica de la selección artificial en razas de especies plásticas y variables como las palomas, dio soporte a la idea de la SN como el factor directriz externo y por tanto como el agente causal de la forma. Todo esto en razón de que nuevas razas se pueden generar a consecuencia de la selección artificial paciente y caprichosa, siempre y cuando haya un suministro ilimitado de variabilidad fluctuante que estaba garantizado por las condiciones cambiantes y estresantes de vida que la domesticación conlleva (Darwin 1859). Hay diferencias entre la variabilidad de las especies domésticas y las silvestres, mientras que los primeros son más plásticos y flexibles los segundos son más rígidos y estables (Darwin 1859). La práctica del cruzamiento dirigido proporcionó evidencia empírica a favor del poder de la selección artificial y por extrapolación se

asumió que en la naturaleza debía actuar una fuerza selectiva análoga. En este sentido podemos sospechar que, si el planteamiento de Darwin se hubiera basado principalmente en el estudio de especies silvestres, menos plásticas y rígidas en las que aparentemente no tienen lugar variaciones isotrópicas, quizás estaríamos más dispuestos a aceptar las convergencias, homoplasias, paralelismos y direccionalidades en la evolución, fenómenos donde las restricciones estructurales juegan un papel positivo.

Danilevsky en 1862 (Popov 2008, 2009) cuestionó el planteamiento de Darwin según el cual los gansos exhiben una baja variabilidad debido a un efecto de la selección artificial por calidad de carne para consumo humano. La selección artificial de acuerdo a Darwin ponía en evidencia los límites a la plasticidad puesto que la intensificación del rasgo seleccionado en una raza podría alcanzar un punto en el que ya no podía variar más, debido a que afectaría el desarrollo de otras partes del cuerpo con las cuales está fuertemente correlacionada, en este caso los gansos silvestres seleccionados artificialmente ya habían alcanzado este límite. Por el contrario, para Danilevsky la baja variabilidad de especies silvestre como los gansos, se explicaba por su naturaleza u organización estructural refractaria al cambio. Para Danilevsky, la SN de Darwin se basaba en la extrapolación de unos casos muy específicos encontrados en algunas razas domesticas como palomas, gatos y perros, que eclipsaban un aspecto general de la evolución, es decir la canalización estructural del cambio (Popov 2008). En este punto Flegr (2008) argumenta que las especies domesticas son más variables y plásticas porque son más jóvenes, en contraste con las silvestres que son más viejas y constreñidas. Este autor divide la historia de las especies en dos periodos: (1) uno corto de alta plasticidad fenotípica y homogeneidad genética, seguido de otro (2) muy largo de muy baja plasticidad fenotípica y mayor diversificación genética, o de “evolución congelada”. El periodo de plasticidad a su vez se subdivide en dos. La primera (1-A) o de nacimiento de la especie sexual que ocurre inmediatamente después de la ruptura y separación de la población por medio de una barrera generalmente geográfica aislante que conlleva a una alta plasticidad fenotípica asociada a una disminución de la variabilidad genética compensada por la fijación de nuevos alelos por deriva genética (especiación peripátrica) (Flegr 2008). En esta etapa, en un lapso “corto” aparece una gran diversidad de variantes fenotípicas en la población como resultado de la exploración de diferentes modos de ajuste funcional entre las distintas partes en consonancia con el medio ambiente, sin cambio genético importante (West-Eberhardt 1989, Adams & Huntingford 2004). La segunda etapa plástica (1-B) se caracteriza por un incremento rápido de la población que alcanza los límites de sustentabilidad y por tanto corresponde al lapso de tiempo en el cual la SN juega un papel efectivo por medio de la retención gradual de las variantes (fenotípicamente plásticas) que arrastran a las composiciones genéticas favorables. Finalmente, el periodo (2) de plasticidad fenotípica congelada que cubre la mayor parte de la existencia de las especies. Periodo en el que la respuesta de las especies a las presiones selectivas disminuye a medida que se estabilizan, pierden plasticidad y acumulan mutaciones genéticas neutras haciéndose más vulnerables a cambios ambientales y por tanto en riesgo de extinción.

En este punto deseo mostrar la correspondencia entre los periodos de evolución de las especies descritos por Flegr y los descritos por Salthe (1993, 1999, 2010) que caracterizan a los sistemas en desarrollo. Considerar a las especies como sistemas en desarrollo es una consecuencia derivada del reconocimiento de las especies como unidades evolutivas en el sentido de Ghiselin (1966, 1974), Hull (1978, 1980), Mayr (1988) o entidades históricas discretas en el sentido de Eldredge (1987). En este sentido las especies son poblaciones localizables en el espacio y tiempo con un origen, dispersión geográfica y extinción definida. Caponi (2011) rechaza que la continuidad espacial sea una condición necesaria para definir la individualidad y más aún que en las especies actuales ese criterio sea fácilmente aplicable. Lo interesante es examinar la continuidad espacio-temporal de los linajes en cuanto tienen la posibilidad de integrarse funcionalmente con el medio ambiente, conformando un sistema de organismos que interactúan entre ellos así sea únicamente para asegurar la reproducción, y que por tanto comparten una historia y un pool genético. Los individuos de una especie forman un todo funcional cuando compiten reproductivamente entre sí, no haciéndolo con organismos de otras especies. Las especies son supra-individuos funcionales cuyas acciones se orientan hacia la

reproducción y sobrevivencia, mediante el establecimiento de interacciones definidas entre los miembros de las especies, y entre ellos y otros organismos existentes en su medio circundante. Las interacciones inter-específicas generan sistemas de autorregulación que explican la estabilidad (homeostasis) de las especies a amplios los rangos de perturbación del medio ambiente. Las especies no son clases ideales o esencias estáticas, sino individuos reales (Ghiselin 1974), y además unidades ecológicas y evolutivas cohesionadas y discretas, o si se quiere “bio-sistemas genéticos-evolutivos” funcionales (Reig 1979). Por tanto, no todas las especies son iguales, y cada una de ellas es un individuo funcional diferente de otras.

Desde una perspectiva termodinámica, Salthe (1993, 1999, 2010). distingue tres estadios por los que transcurre todo sistema en desarrollo: 1) juventud, 2) madurez y 3) senectud. Estos estadios fueron inferidos mediante la estimación del flujo de energía por unidad masa con respecto al tiempo. Este modelo ilustra como la segunda ley, permite inferir las etapas por las que transcurren los sistemas en desarrollo en cuanto constituyen auténticos procesos de AO. Considerando la población de organismos pertenecientes a una misma especie como un sistema en desarrollo, tendríamos que el periodo plástico (1-A) de Flegr que se inicia inmediatamente después del aislamiento geográfico, puede ser equiparado con el periodo juvenil e inmaduro de Salthe en el cual se constata una alta variabilidad fenotípica debido a la alta susceptibilidad a factores ambientales externos. En esta etapa emergen y nacen especies, las restricciones internas juegan un rol insignificante de modo que los individuos en la población adoptan y definen una diversidad de ajustes estructurales internos y acciones externas. En esta etapa tiene lugar la exploración creativa por parte de la población en un rango geográfico estrecho y en periodos de tiempo muy rápidos. Sería la etapa característica de las especies domésticas según Darwin, y por tanto la domesticación no se debería concebir el resultado de la manipulación de animales salvajes por los humanos, sino como un proceso de interacción recíproca en el cual animales que ya mostraban comportamientos sociales incluyeron a los humanos dentro de su campo de experiencia o red de interacciones ecológicas, mediante el ajuste de su comportamiento y morfología a las nuevas condiciones de vida. Así la plasticidad fenotípica aprovechable por los seleccionadores de razas se intensificó con la domesticación. Según Ruse (1975) este modo de evolución de las especies domésticas, mencionado por Darwin en los cuadernos de notas (B, 14), no es estrictamente darwiniano sino lamarckiano, puesto que está basado en la idea según la cual la unidad evolutiva son los organismos que responden al cambio ambiental.

El periodo plástico de Flegr (1-B) se caracteriza por el incremento en el tamaño poblacional y se puede equiparar al estado maduro de Salthe aplicable a sistemas en desarrollo que han alcanzado un nivel relativo de estabilidad y autonomía. A medida que el tamaño de la población crece, por SN la variabilidad genética disminuye, y en tiempos evolutivos la acción de factores ambientales externos se integró parcialmente a circuitos de regulación genética en el que los genes existentes fueron cooptados para nuevas funciones (West-Eberhard 2003). En esta etapa del desarrollo o vida de las especies los constreñimientos estructurales juegan un papel positivo permitiendo algunas direcciones de cambio, sobre las que actúa la SN. Por último, el periodo de plasticidad congelada (2) de Flegr equivaldría a la etapa de senectud descrita por Salthe. A medida que las especies decaen con el tiempo, se constriñen más exhibiendo fenotipos más dependientes de la información genética, y menos sensibles a factores externos del medio ambiente. En estas condiciones los organismos se ajustan con mayor dificultad a los cambios, a la vez que la diversidad genética debida a mutaciones neutras aumenta. En esta fase los constreñimientos estructurales juegan un papel negativo, tal como ocurre con especies silvestres rígidas, cercanas a la extinción por causas no humanas.

Como hipótesis de trabajo planteo que la SN al preferir los individuos más adaptables mantiene a las especies en la cercanía del régimen plástico e impide que el proceso de congelamiento se dé completamente. Es decir, la SN actúa como un freno que ralentiza el curso descrito por Salthe para los sistemas en desarrollo impidiendo que se agoten las posibilidades evolutivas. Llegados a este punto podemos comenzar a entender mejor la importancia de la SN como factor que dinamiza y potencializa la evolución evitando el congelamiento estructural. De tal manera que, al reconocer este papel crucial a la SN, la apreciación de Flegr (2008) según la cual las especies durante su mayor lapso de vida no

responden a las condiciones del medio ambiente sería equivocada, aunque reflejaría eso sí una tendencia hacia la que se desplazan los sistemas sobrecargados de restricciones internas, a medida que se acercan a su condición de equilibrio. Hay que destacar, sin embargo, que la SN permanentemente los está alejando de esta situación haciendo que el congelamiento solamente se dé para especies muy especializadas en ambientes muy estables. En condiciones de medios cambiantes predominarían las especies generalistas en estados intermedios entre la plasticidad (juventud) y estabilidad (madurez). La extrapolación de Darwin a los animales silvestres (rígidos) del principio de selección descubierto para especies domésticas (plásticas) resultó ser una estrategia correcta, aunque conlleva irónicamente el principio anti-darwiniano –que señalaba Ruse– de variaciones individuales, no necesariamente azarosas ni ciegas, sino generadas durante la ontogenia como respuesta a las condiciones del medio. Por consiguiente, el papel de la SN debería considerarse como una agencia causal derivada o dependiente de la AO y de la epigénesis.

Se sigue de estas discusiones que los constreñimientos juegan un papel positivo, en especies maduras en proceso de estabilización facilitan direcciones sesgadas de cambio, mientras que, en las especies seniles, juegan un papel negativo y en este caso se extinguirían por la propia dinámica del ciclo de vida de las especies. Cambios medio ambientales drásticos pueden provocar la extinción de especies seniles, aunque al mismo tiempo pueden inducir variabilidad y plasticidad fenotípica en otras que por estar todavía en una etapa juvenil, pueden responder a los nuevos desafíos. La retención de rasgos juveniles por parte de la SN mantiene y favorece la plasticidad lo cual explicaría porqué la neotenia sería uno de los mecanismos en la producción no solo de razas domésticas (Trut *et al.* 2004), sino de las innovaciones evolutivas en general (Gould 1977, Fröbisch & Schoch, 2009) y humanas en particular (Bolk 1929, Gilead 2015).

Especies domésticas (juveniles) poco constreñidas pueden moldearse por selección artificial en aislamiento al amparo de la dura competencia y lucha por acceder a los recursos escasos, mientras que en la naturaleza, las especies silvestre emergen a partir de poblaciones numerosas en estado maduro (1-B de Flegr) o senil (2 de Flegr) que se subdividen o fraccionan por razones de diversa índole generando poblaciones muy pequeñas (demes) que en la mayoría de los casos desaparecen por deriva, y algunas pocas por el contrario, dependiendo de las posibilidades dadas tanto por las restricciones inherentes a la estructura interna y al medio ambiente, prosperan hasta consolidarse como especies nuevas. Darwin había sostenido que los linajes seleccionados tienden a variar y diversificarse con el fin de favorecer el establecimiento de nuevas relaciones ecológicas (Gould 2002). En este sentido Dobzhansky (1951) argumentó que la SN preserva los mecanismos que inducen variabilidad genética y favorece a las especies más variables. Para Pliuicci y Schlichtig (1998) y West-Eberhardt (2003) la SN favorece la plasticidad fenotípica, por tanto, solo los individuos variantes que en el rango espacio temporal en que tiene lugar la bifurcación evolutiva producen los ajustes adecuados, son retenidos. Para Wimsatt (1986) la SN estabiliza los programas de desarrollo al seleccionarlos por sus propiedades auto-organizadoras, presionando la ontogenia para que transcurra por los valles canalizados de Waddington. Según Kauffman (1991, 1993) la SN mantiene los sistemas auto organizados en la frontera entre caos y orden. La plasticidad fenotípica promueve el origen de nuevos fenotipos, la divergencia dentro de las poblaciones, la formación de nuevas especies y la radiación adaptativa (Pfenning *et al.* 2010), (Schlichting & Matthew 2014). En este sentido la SN favorece los rasgos que incrementan la posibilidad de evolucionar a largo plazo mediante el mantenimiento de la plasticidad fenotípica y genética que eventualmente permita a los organismos responder a situaciones futuras optando por los ajustes estructurales y las acciones adecuadas. Es decir que la capacidad de evolucionar sería la característica adaptativa más importante.

Para terminar, al ser la plasticidad fenotípica el objeto de la SN, ésta jalona las especies a un punto situado entre los periodos “1-A” y “1-B” propuestos por Flegr, o lo que sería equivalente entre las fases juvenil y madura de Salthé en los que se da por AO una emergencia de novedades acompañada por un mayor aprovechamiento de la energía disponible. Por otra parte, cuando la especie como sistema en desarrollo se estabiliza como especie madura, en caso de estar excesivamente constreñida pasaría a un estado congelado en el que no tienen posibilidad de continuar con el aprovechamiento energético en

su beneficio. La AO se pone de presente mediante la actividad de individuos pertenecientes a especies plásticas, generando nuevos tipos de interacciones que renuevan el potencial evolutivo hacia la exploración de nuevas formas que no podían ser previstas ni anticipadas.

### 3. Conclusión

El problema de decidir la relación entre “externalismo (SN)” e “internalismo (AO y epigénesis)” ha sido discutido por García-Azkonobieta (2005), Andrade (2009), Linde (2010) entre otros. Este problema puede esclarecerse de la siguiente manera. 1) La AO es más general y anterior a la SN. Swenson (1989) afirma que la SN es una consecuencia derivada de la AO considerando que hablamos de una población de sistemas que se mueven desde estados de máxima producción de entropía a estados de equilibrio o de mínima producción de entropía. Las teorías fundadas en la AO seguramente tendrán una incidencia grande en las investigaciones sobre el origen de la vida considerados como sistemas auto-catalíticos replicantes o proto-células, así como el origen de los procariotas, los eucariotas, la multicelularidad, la sociabilidad animal, las organizaciones simbióticas, etc. No obstante fenómenos como la especiación que no se asimilan a las grandes transiciones evolutivas (Maynard-Smith & Szathmary 1995), sin duda constituyen emergencias de novedades evolutivas, tal como se ha justificado en la discusión previa y requieren del recurso a la AO para entender al menos la fase juvenil plástica inicial de este proceso. 2) La AO y la SN se implican causalmente y son complementarias. Una vez que la evolución produce por AO sistemas que se reproducen más allá de los recursos disponibles, aparece la SN preservando los más plásticos y variables a las condiciones de un medio determinado. Es decir la SN preserva las variantes funcionales en condiciones locales específicas, mientras que la AO genera los sistemas que evolucionan por SN.

La segunda ley de la termodinámica aplicada a sistemas abiertos y lejos del equilibrio, no solo favorece la AO, o sea la emergencia de sistemas organizados en desarrollo, sino que los empuja a través de etapas descritas como inmadura (plástica), madura (restringida positivamente) y vejez (restringida negativamente). Pero en la frontera entre las fases juvenil y madura se dan sistemas suficientemente plásticos y estables, capaces de elegir tanto los ajustes estructurales o restricciones internas, como las acciones al exterior que son chequeadas por la SN. Al retener por SN las formas plásticas, se hace posible la emergencia de nuevas variantes e interacciones que le dan a la evolución un potencial creciente. Reitero, la SN jala a los sistemas en desarrollo hacia el borde entre el régimen juvenil (plástico 1-A) y el maduro (plástico 1-B), donde se maximiza la explotación de los gradientes energéticos disipando entropía al entorno, eliminando unas posibilidades y estabilizando otras. De esta manera el efecto combinado de ambas AO y SN conduce a un delicado equilibrio entre emergencia y decaimiento en el sentido de Ulanowicz (2009) o entre caos y orden según Kauffman (1993). La SN actúa sobre poblaciones de fenotipos ajustados entre ellos por “SI” a diversos niveles, (metabólico, fisiológico, ontogénico, comportamental, aprendizaje, e interacción social, etc.). En consecuencia, la teoría evolutiva no puede descansar exclusivamente en la explicación por reproducción diferencial dependiente de la eficiencia darwiniana, sino en la noción de AO y epigénesis aplicable a sistemas multiniveles y auto-organizados que emergen, varían, divergen y maduran, a la vez que se propagan, estabilizan, decaen y se extinguen. En consecuencia, la TSD se convierte en el marco más adecuado para entender el alcance de la acción necesaria, pero no suficiente de la SN. Propuesta que contribuye a acercar el neodarwinismo con las perspectivas epigenéticas y auto-organizacionales contribuyendo a una síntesis ampliada de las teorías evolutivas.

### Bibliografía

---

Adams, C.E. y F.A. Huntingford (2004), “Incipient Speciation Driven by Phenotypic Plasticity? Evidence from Sympatric Populations of Arctic Charr”, *Biological Journal of the Linnean Society* 81: 611–618.

- Andrade, E. (2009), *La ontogenia del pensamiento evolutivo*, Bogotá: Sello editorial, Universidad Nacional de Colombia.
- Arthur, W. (1997), *The Origin of Animal Body Plans, A Study in Evolutionary Developmental Biology*, Cambridge: Cambridge University Press.
- Baldwin, J.M. (1896), "A New Factor in Evolution", *American Naturalist* 30: 441-451.
- Bolk, L. (1929), "Origin of Racial Characteristics in Man", *American Journal Physical Anthropology* 13: 1-28. (Versión castellana: "El origen de las características raciales en el hombre", en González, W. (ed.), *El hombre problema. Retardación y problema*, Santiago de Cali: Louis Bolk-Universidad del Valle, 2007.)
- Caponi, G. (2008a), "El segundo pilar de la biología evolucionaria desenvolvimental y el surgimiento de una teoría complementaria de la selección natural", *Ludus Vitalis* 16(29): 3-32.
- Caponi, G. (2008b), "Selección interna: el control de la filogenia por la ontogenia en una perspectiva variacional", *Theoria* 62: 195-218.
- Caponi, G. (2011), "Los linajes biológicos como individuos", *Ludus Vitalis* 19(35): 17-48.
- Darwin, C. (1859), *The Origin of Species*, London: J. Murray.
- Dobzhansky, T. (1951), *Genetics and the Origin of Species*, 3<sup>rd</sup> ed., New York: Columbia University Press.
- Domazet-Lošo, T. y D. Tautz (2010), "A Phylogenetically Based Transcriptome Age Index mirrors Ontogenetic Divergence Patterns", *Nature* 468(7325): 815-818.
- Eldredge, N. (1987), *Life Pulse: Episodes in the History of Life*, New York: Facts on File.
- Flegr J. (2008), *Frozen Evolution. Or, that is not the way it is, Mr. Darwin*, Prague: Charles University-Faculty of Sciences.
- Frank, S. (2007), "Developmental Selection and Self-Organization", *BioSystems* 40: 237-243.
- Fröbisch, N.B. y R.R. Schoch (2009), "The Largest Specimen of Apateton and the Life History Pathway of Neoteny in the Paleozoic Temnospondyl Family Branchiosauridae", *Fossil Record* 12(1): 83-90.
- García Azkonobieta, T. (2005), *Evolución, desarrollo y auto-organización. Un estudio de los principios filosóficos de la evo-devo*, Donostia, San Sebastián: Universidad del País Vasco-Euskal Herriko Unibertsitatea.
- Ghiselin, M.T. (1966), "On Psychologism in the Logic of Taxonomic Controversies", *Systematic Zoology* 15: 207-215.
- Ghiselin, M.T. (1974), "A Radical Solution to the Species Problem", *Systematic Zoology* 23: 536-544.
- Gilead, A. (2015), "Neoteny and the Playground of Pure Possibilities", *International Journal of Humanities and Social Science* 5(2): 30-39.
- Goodwin, B.C. (1994), *Las manchas del leopardo. La evolución de la complejidad*, Madrid: Metatemas.
- Gottlieb, G. (2001), "A Developmental Psychobiological Systems View: Early Formulation and Current Status", en Oyama, S., Griffiths, P.E. y R. Gray (eds.), *Cycles of Contingency. Developmental Systems and Evolution*, Cambridge: A Bradford Book. The MIT Press, pp. 41-54.
- Gould, S.J. (1977), *Ontogeny and Phylogeny*, Cambridge: Belknap Press of Harvard University Press.
- Gould, S.J. (2002), *The Structure of Evolutionary Theory*, Cambridge, MA-London: The Belknap Press of Harvard University Press.
- Hon, H.W. y P.T. Saunders (1979), "Beyond Neo-Darwinism. An Epigenetic Approach to Evolution", *Journal Theoretical Biology* 78: 573-591.
- Hull, D.L. (1978), "A Matter of Individuality", *Philosophy of Science* 45: 335-360.
- Hull, D.L. (1980), "Individuality and Selection", *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 311-312.
- Irie, N. y A. Sehara-Fujisawa (2007), "The Vertebrate Phylotypic Stage and an Early Bilaterian Related Stage in Mouse Embryogenesis Defined by Genomic Information", *BMC Biology* 5:1.
- Jablonka, E. y M.J. Lamb (1995), *Epigenetic Inheritance and Evolution. The Lamarckian dimension*, New York: Oxford University Press.
- Jablonka, E. y M.J. Lamb (1998), "Epigenetic Inheritance in Evolution", *Journal of Evolutionary Biology* 11: 159-183.

- Kalinka, A.T., Varga, K.M., Gerrard, D.T., Preibisch, S., Corcoran, D.L., Jarrells, J., Ohler, U., Bergman, C.M. y P. Tomancak (2010), "Gene Expression Divergence Recapitulates the Developmental Hourglass Model", *Nature* 468(7325): 811-814.
- Kauffman, S. (1991), "Antichaos and Adaptation", *Scientific American* 265(2): 78-84.
- Kauffman, S. (1993), *The Origins of Order: Self-Organization and Selection in Evolution*, New York: Oxford University Press.
- Laland, K.N. y N.J. Boogert (2010), "Niche Construction, Co-Evolution and Biodiversity", *Ecological Economics* 69: 731-736.
- Linde, M. (2010), "Natural Selection and Self-Organization: a Deep Dichotomy in the Study of Organic Form", *Ludus Vitalis* 18(34): 25-56.
- Martínez, M. y E. Andrade (2014), "Constrañimientos, variación evolutiva y planos corporales", *Signos Filosóficos*, 16(31): 63-96.
- Maturana, H. y F. Varela (1992), *The Tree of Knowledge. The Biological Roots of Human Understanding*, Boston: MA. Shambala.
- Maynard-Smith, J. y E. Szathmary (1995), "The Major Evolutionary Transitions", *Nature* 374(16): 327-332.
- Mayr, E. (1988), *Toward a New Philosophy of Biology*, Cambridge: Harvard University Press.
- Newman, S.A. y G.B. Müller (2000), "Epigenetic Mechanisms of Character Origination", *Journal of Experimental Zoology* 288: 304-317.
- Odling-Smee F.J., Laland, K.N. y M.W. Feldman (2003), *Niche Construction: The Neglected Process in Evolution*, Princeton: Princeton University Press.
- Oyama, S. (1985), *The Ontogeny of Information: Developmental Systems and Evolution*, Cambridge: Cambridge University Press.
- Oyama, S., Griffiths, P.E. y R.D. Gray (2001), *Cycles of Contingency: Developmental Systems and Evolution*, Cambridge-MA: MIT Press.
- Oyama, S. (2000), *The Ontogeny of Information. Developmental Systems and Evolution*, 2<sup>nd</sup> ed., Durham: Duke University Press.
- Pfennig, D.W., Wund, M.A., Snell-Rood, E.C., Cruickshank, T., Schlichting, C.D. y A.P. Moczek (2010), "Phenotypic Plasticity's Impacts on Diversification and Speciation", *Trends in Ecology & Evolution* 25(8): 459-467.
- Pigliucci, M. y C.D. Schlichting (1998), *Phenotypic Evolution. A Reaction Norm Perspective*, Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc. Publishers.
- Popov, I. (2008), "Orthogenesis versus Darwinism: The Russian Case", *Revue d'histoire des sciences* 61(2): 367-397.
- Popov, I. (2009), "The Problem of Constraints on Variation, From Darwin to the Present", *Ludus Vitalis* 17(32): 201-220.
- Prigogine, I. e I. Stengers (1984), *Order Out of Chaos. Man's New Dialogue with Nature*, New York: Bantam Books.
- Prud-Homme, B. y N. Gompel (2010), "Genomic Hourglass", *Nature* 468(7325): 768-769.
- Reig, O.A. (1979), "Proposiciones para una solución al problema de la realidad de las especies biológicas", *Revista Venezolana de Filosofía* 11: 3-30.
- Ruse, M. (1975), "Charles Darwin and Artificial Selection", *Journal History of Ideas* 36(2): 339-350.
- Salazar-La Ciudad, I., Jernvall, J. y S. Newman (2003), "Mechanisms of Pattern Formation in Development and Evolution", *Development* 130: 2027-2037.
- Salthe, S.N. (1993), *Development and Evolution. Complexity and Change in Biology*. Cambridge, Massachusetts: A Bradford Book-The MIT Press.
- Salthe, S.N. (1999), "Energy, Development, and Semiosis", en Taborsky, E. (ed.), *Semiosis, Evolution, Energy: Towards a Reconceptualization of the Sign*, Aachen: Shaker Verlag, pp: 245-261.
- Salthe, S.N. (2010), "Limits to Darwinism", *Ludus Vitalis* 18(34): 227-235.
- Schlichting, C.D. y A.W. Matthew (2014), "Phenotypic Plasticity and Epigenetic Marking: An Assessment of Evidence for Genetic Assimilation", *International Journal of Organic Evolution* 68(3): 656-672.

- Swenson, R. (1989), "Emergent Attractions and the Law of Maximum Entropy Production. Foundations to a Theory of General Evolution", *Systems Research* 6:187-197.
- Trut, L.N., Plyusnina, I.Z. e I.N. Oskina (2004), "An Experiment on Fox Domestication and Debatable Issues of Evolution of the Dog", *Russian Journal of Genetics* 40(6): 644-655.
- Ulanowicz, R.E. (2009), *A Third Window: Natural Life beyond Newton and Darwin*, West Conshohocken: Templeton Foundation Press.
- Waddington, C.H. (1957), *The Strategy of the Genes*, London: Geo Allen & Unwin.
- Waddington, C.H. (1961), "Genetic Assimilation", *Advances Genetics* 10: 257-293.
- West-Eberhardt, M.J. (1989), "Phenotypic Plasticity and the Origins of Diversity", *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematic* 20: 249-78.
- West-Eberhardt, M.J. (2003), *Developmental Plasticity and Evolution*, New York: Oxford University Press.
- Wimsatt, W.C. (1986), "Developmental Constraints, Generative Entrenchment, and the Innate-Acquired Distinction", en Bechtel, W. (ed.), *Integrating Scientific Disciplines*, Dordrecht: Martinus-Nijhoff, pp: 185-208.
- Whyte, L.L. (1965), *Internal Factors in Evolution*, London: Tavistock Publications.