



ARTÍCULO DE REFLEXIÓN / REFLECTION PAPER

LA ONTOGENIA Y LA EVOLUCIÓN DESDE LA PERSPECTIVA DE LA TEORÍA DE LOS SISTEMAS DE DESARROLLO (TSD)**Ontogeny and Evolution Through the Lens of the Developmental Systems Theory (DST)**Vicente DRESSINO¹¹ Cátedra de Antropología Biológica IV, Facultad de Ciencias Naturales y Museo Universidad Nacional de La Plata. Calle 64 n.º 3, laboratorio 12. La Plata, Argentina.**For correspondence.** vdressino@gmail.com**Received:** 31st March 2017, **Returned for revision:** 24th July 2017, **Accepted:** 9th August 2017.**Associate Editor:** John Charles Donato Rondón.**Citation/Citar este artículo como:** Dressino V. La ontogenia y la evolución desde la perspectiva de la teoría de los sistemas de desarrollo (TSD). Acta biol. Colomb. 2017;22(3):265-273. DOI: <http://dx.doi.org/10.15446/abc.v22n3.63405>**RESUMEN**

La teoría de los sistemas de desarrollo (TSD) pretende realizar una síntesis conceptual que vincule el desarrollo ontogenético con la evolución. Sus antecedentes pueden ser encontrados básicamente en los trabajos de Waddington y de Bertalanffy quienes aportaron las bases de la canalización del desarrollo y la teoría de sistemas biológicos, respectivamente. El objetivo de este artículo es realizar un análisis conceptual preliminar de la TSD y reflexionar acerca de los aportes potenciales de la TSD como marco teórico para la biología del desarrollo en particular y la biología evolutiva en general. Para ello, se tendrán en cuenta algunos de los conceptos y propuestas que componen este marco y se trabajará sobre datos secundarios obtenidos de la bibliografía. Se concluye que la TSD: 1-logra argumentar en contra de la visión gen-centrista respecto de las explicaciones que pretenden justificar el desarrollo biológico y evolutivo; 2- argumenta de manera coherente a favor del rol de la epigenética en la ontogenia y la evolución; 3- en relación con lo anterior el rol de la selección natural se restringe a un segundo plano; 4- propone que la dicotomía naturaleza/cultura debe ser superada; y 5- constituye un posible programa de investigación metodológico compuesto de una diversidad de hipótesis y teorías no necesariamente relacionadas que pueden ser corroboradas de manera relativamente independientes del resto de la red teórica.

Palabras clave: crecimiento, epigenética, evolución, genética, naturaleza/cultura.**ABSTRACT**

The Developmental Systems Theory (DST) intends to make a conceptual summary that links ontogenic development to evolution. This theory's background may be found in the works of Waddington and Bertalanffy, who provided the foundations for the canalization of development and the biological systems theory, respectively. The aim of this work is to make a preliminary conceptual analysis of DST as a theoretical framework for developmental biology in particular and for evolutionary biology in general. For that purpose, we will take into account some of the concepts and proposals that constitute this framework, and we will work with secondary data obtained from the bibliography. We conclude that: 1. DST is able to argue against the gene centrist vision about the explanations that try to justify biological and evolutionary development; 2. DST argues coherently in favor of the role of Epigenetics in ontogeny and evolution; 3. In connection to that, the role of natural selection is restricted to a secondary plane; 4. DST proposes that the nature/nurture dichotomy must be overcome; and 5. DST constitutes a possible methodological research program composed of a series of not necessarily related hypothesis, theories, and methods that may be confirmed in a relatively independent manner from the rest of the theoretical network.

Keywords: evolution, growth, genetic, epigenetic, nature/nurture.

INTRODUCCIÓN

La concepción evolutiva en biología se desarrolló de manera destacada hace aproximadamente doscientos años bajo las influencias de las teorías de Lamarck y Darwin. A partir del siglo XX la biología logró un crecimiento exponencial en prácticamente todas las disciplinas debido, por un lado, al desarrollo metodológico con la creciente aplicación de la estadística y, por el otro, al tecnológico con la incorporación de mejores sistemas de medición, microscopía, sistemas de datación, genómica, etc. Esto llevó a sucesivas modificaciones de su enfoque teórico acerca de la evolución de la vida, pasando por el darwinismo –con un Lamarck desacreditado- la teoría sintética de la evolución, la moderna síntesis, etc.

Sin embargo, no se percibió hasta la publicación de Gould (1977) sobre ontogenia y evolución, y el resurgimiento en tiempos recientes de la biología evolutiva del desarrollo (EDB o evodevo), las profundas relaciones entre desarrollo biológico y evolución. En efecto, evodevo significó un punto de quiebre en el pensamiento evolutivo que cambiaría el contexto teórico de forma sustancial al mostrar que un proceso evolutivo podía ser interpretado como alteraciones en los patrones del desarrollo (De Robertis y Sasai, 1996). Obviamente esto no pretendía cuestionar la validez de los conocimientos logrados por los biólogos sintéticos, sino que volvía a incorporar la visión darwiniana original respecto de la importancia de los procesos de desarrollo en la evolución.

La inclusión del desarrollo biológico a la síntesis evolutiva supuso un reajuste teórico realizado con mucho esfuerzo. Y, además se planteaba el problema de cuál era el marco teórico de la biología del desarrollo que sería incorporado a la teoría evolutiva. En realidad no existía una estructura organizada sino que se utilizaban los aportes de la genética, la bioquímica, la fisiología, la morfología, etc. Era claro que se necesitaba una teoría o un marco teórico que orientara de manera más estructurada los estudios sobre desarrollo biológico asumiendo los aportes genéticos, su relación con factores ambientales y su posible impacto en la evolución. Es en este contexto en que surgen los trabajos de Oyama (2000a; 2000b) y Oyama *et al.* (2001) con la Teoría de los Sistemas de Desarrollo (en adelante TSD).

Oyama asevera que el término teoría de los sistemas de desarrollo puede llevar a confusión, ya que no es una teoría en el sentido de un modelo específico que produce predicciones que serán testeadas contra modelos rivales. En cambio, es una perspectiva teórica general sobre desarrollo, herencia y evolución, un marco de referencia para conducir la investigación científica y para comprender el significado amplio de los hallazgos de las investigaciones (Oyama, 2001). Por otra parte, la autora en un trabajo anterior (Oyama, 2000a), define a un sistema de desarrollo como un conjunto móvil de influencias y entidades interactuantes que incluye a todas las influencias que inciden sobre el desarrollo a todo nivel de análisis o, dentro del contexto

epistémico del constructivismo-interaccionismo, asumiendo que el organismo se construye a sí mismo en una permanente interacción con el entorno y en consonancia con las leyes de la termodinámica. Cabe aclarar que la autora utiliza el término constructivismo en el sentido propuesto por Gray (1992) quien asevera que la unidad fundamental de la evolución es el sistema de desarrollo, compuesto por un conjunto de características orgánicas y ambientales que generan un resultado capaz de replicar los procesos de desarrollo. En síntesis, la evolución es la replicación diferencial de esos sistemas. Bajo este escenario, los factores genéticos y ambientales constituyen abstracciones de este sistema mayor (los sistemas de desarrollo) para analizarlos separadamente, ya que por un lado, los genes solo producen un resultado determinado en un contexto de desarrollo dado y, por el otro, los factores ambientales solo tienen un efecto determinado cuando actúan sobre un sistema orgánico.

Por otra parte, la TSD no pertenece a una persona o grupo particular sino que responde al esfuerzo mancomunado de diversos investigadores o grupos de investigación cuyo objetivo es superar la dicotomía heredado/aprendido que dominó durante siglos –y que domina en nuestros días- el escenario de las explicaciones biológicas (Oyama, 2001). En síntesis se podría aseverar que la TSD se corresponde con una corriente de pensamiento acerca del desarrollo y la evolución que intenta solucionar o resolver los problemas históricamente planteados en la biología respecto a las dicotomías heredado vs aprendido, genes vs ambiente, biología vs cultura. Estas podrían ser las líneas conceptuales básicas que promovieron la necesidad de la construcción de la TSD.

El objetivo de este trabajo es realizar un análisis conceptual preliminar de la TSD y reflexionar acerca de los aportes potenciales de la TSD como marco teórico para la biología del desarrollo en particular y la biología evolutiva en general. Para ello, se tendrán en cuenta algunos de los conceptos y propuestas que componen este marco teórico.

DISCUSIÓN

Conceptos fundamentales de la TSD

La TSD presenta la particularidad de focalizar en la importancia de los sistemas de desarrollo su análisis del proceso evolutivo, soslayando la relevancia dada a los genes como centro de este proceso. En este análisis los proponentes de la TSD no desestiman el rol de los genes, sino que los conceptualizan como elementos incorporados a una compleja trama en donde el ambiente y los mecanismos de herencia extragenética juegan un papel relevante. En efecto, de la relación gen-ambiente surgen propiedades emergentes que pueden ser percibidas durante la ontogenia. De esta forma, la TSD considera al desarrollo biológico como unidad evolutiva. En este sentido, esta propuesta es sólida y se diferencia claramente de la teoría sintética en la cual el desarrollo –como se explicó anteriormente- no es

tenido en cuenta a la hora de las explicaciones evolutivas y los genes son considerados como los únicos responsables del desarrollo orgánico siendo, además, el sustrato sobre el que actúa la selección natural.

En realidad, como se mencionó anteriormente, la TSD surge como un intento de solucionar o resolver los problemas planteados históricamente en la biología respecto a las dicotomías heredado vs aprendido o genes vs ambiente o biología vs cultura. Estas dicotomías responden a una transición desde un reduccionismo dominante en donde el gen representaba la unidad de análisis, a una visión más holística e integrativa de la biología en donde convergen varias disciplinas como, por ejemplo, la biología del desarrollo ecológico o ecología evolutiva del desarrollo (Gilbert y Epel, 2009). Continuando con esta línea argumentativa se puede aseverar que para diversos adherentes a la TSD, la información no reside en los genes ni en el ambiente sino que emerge de las interacciones dispares entre recursos de desarrollo dispersos, es por ello que se denomina ontogenia de la información (Scott Robert *et al.*, 2001).

Por otra parte, suponer que el debate naturaleza/cultura perdió vigencia en nuestros días es errado, ya que aún existen controversias acerca de si la inteligencia humana está predominantemente influenciada por factores genéticos o sociales. Estas podrían ser sintéticamente algunas de las líneas conceptuales que promovieron la necesidad de postular un marco teórico amplio como el propuesto por TSD. En la actualidad la dicotomía heredado vs aprendido se puede comprender asumiendo que los fenotipos representan la conjunción de los productos sintetizados a partir de los genes en relación con el ambiente en donde la cultura juega un rol destacado. Respecto a esta asunción interaccionista cabe destacar que Oyama *et al.* (2001) aseveran que no tiene sentido argumentar si un rasgo es debido a lo genético o aprendido, sino cómo ambos influyen al rasgo y éste es un aspecto central en la TSD.

Así, la teoría conceptualiza el desarrollo y la evolución como procesos de construcción y reconstrucción con diversos elementos intervinientes (genes, rasgos, entornos ecológicos y sociales, etc.) que son contingentes y reorganizados de forma coherente y funcional en cada ciclo de vida. Esto representa un factor de indeterminación en el rearmado del ciclo de vida que permitiría el surgimiento de una “novedad” evolutiva. Un ejemplo interesante serían los aportes de Botelho *et al.* (2016) que alteraron el crecimiento de la fíbula o peroné de las extremidades posteriores de gallos y gallinas jóvenes (*Gallus gallus*, Galliformes) mediante el análisis de marcadores moleculares de diferenciación de cartílagos. Estos datos fueron comparados con muestras de seis órdenes de aves (*Anas platyrhynchos*, Anseriformes; *Nothoprocta perdicaria*, Tinamiformes; *Taeniopygia guttata*, Passeriformes; *Columba livia*, Columbiformes y *Melospittacus undulatus*, Psittaciformes). Se utilizaron técnicas de tinción convencional (rojo de alizarina y alcian blue) y técnicas

de inmunofluorescencia. Los datos obtenidos fueron comparados con muestras fósiles de dinosaurios cretácicos procedentes de China (*Sapeornis chaoyanensis*, *Jeholornis prima*, *Qiliania graffini*, *Gansus*). Los autores observaron que los mecanismos de maduración de esta región anatómica se activaban tempranamente e impedían el crecimiento y división de las células. Regularon experimentalmente la expresión del gen IHH (Indian Hedgehog) que interviene en la maduración obteniendo una fíbula de igual tamaño que la tibia y conectada al tobillo. De esta manera pudieron reproducir un desarrollo en la extremidad de gallos y gallinas similar a la observada en los dinosaurios. La diferencia en este caso se debió al rearmado y reconstrucción de estructuras preexistentes de la manera en que lo propone la TSD.

Un aspecto central de la TSD radica en su enfoque sistémico heredado de los sistemas de desarrollo de Waddington (1941, 2012) y de la teoría de sistemas de von Bertalanffy propuesta en una serie de trabajos (1933, 1968, 1981). En este sentido, la teoría asume el concepto de sensibilidad al contexto y la contingencia, esto es, el estímulo generado por una causa es contingente (aleatorio) sobre el estado del resto del sistema. Expresado de otra forma, la contingencia del suceso representa la posibilidad de que el estímulo aplicado al sistema biológico pueda generar una modificación o alteración del sistema en su conjunto. Esta visión interaccionista es consistente con el desarrollo integrado de disciplinas como la ecología evolutiva del desarrollo mencionada anteriormente. Así, por ejemplo, los estudios sobre cáncer o la problemática del estrés postraumático han comenzado a estudiarse desde una perspectiva integradora incluso desde la etapa de gestación.

Esto nos conduce a otro concepto importante de la teoría, el de la herencia extendida (Oyama *et al.*, 2001). En efecto, un organismo hereda una gran variedad de fuentes que interactúan en la construcción de su ciclo de vida. Aquí se tienen en cuenta los aspectos genéticos, epigenéticos, el cuidado materno y el nicho ecológico heredado, entre otros. Por lo tanto, puede afirmarse que ni los rasgos ni las representaciones de los rasgos se transmiten a la descendencia, sino que los rasgos son construidos en cada etapa del desarrollo en función de la alimentación materna, el cuidado de la prole, etc. Luego, una consideración preliminar de la TSD es que no existe un control maestro durante el desarrollo sino que el control es distribuido por la conjunción de los diversos elementos que se mencionaron anteriormente (genes, ambiente, cultura, etc.). Es por ello que Pradeau (2010) propone una serie de puntos claves que los biólogos del desarrollo aceptan como válidos siguiendo la propuesta de Oyama *et al.* (2001). Ellos son:

1. Los genes no juegan un rol central ni privilegiado durante el desarrollo, esto es, los genes no son controladores del desarrollo.

2. Los factores que juegan un rol en el desarrollo no actúan por canales separados, ellos son causalmente relevantes debido a su interacción.
3. La dicotomía naturaleza/cultura debe dejarse de lado.

Los aspectos aludidos precedentemente tienen como corolario a la evolución considerada como una construcción, en donde ni los organismos ni las poblaciones se consideran modelados por sus ambientes y en donde los sistemas organismo-ambiente cambian permanentemente en el tiempo. Esta visión constructorista de la evolución representa un avance sobre el reduccionismo que dominó gran parte de la historia reciente en el pensamiento biológico. Asimismo, es compatible con los datos provenientes de disciplinas como la epigenética que constituye un puente entre lo genético y lo ambiental. En este sentido, la relación de la epigenética con la evolución ha sido sugerida en diversos trabajos. Como punto de referencia, y sin pretender una revisión bibliográfica exhaustiva, pueden mencionarse los trabajos de Jablonka y Lamb (1995), Jablonka y Lamb (1998), Jablonka y Lamb (2002), Jablonka *et al.* (1998), Jablonka y Lamb (2006), Jablonka y Lamb (2007), Jablonka y Lamb (2008), Jablonka y Raz (2009), Pfennig y Servedio (2013).

Por otra parte, recientemente Smith *et al.* (2016) han mostrado que la diferencia epigenética entre metilomas, esto es el patrón de metilación del ADN de un genoma, es mayor que la divergencia genética entre poblaciones estrechamente relacionadas. Es decir, mientras que la diferencia entre el pool génico de dos poblaciones es no significativa, la diferencia en los respectivos metilomas es la causante de las diferencias observadas entre las mismas. De esta manera, los autores aseveran que la divergencia epigenética es un predictor fuerte de la fuerza del aislamiento reproductivo del comportamiento, sugiriendo que los cambios en el metiloma podrían influir en la evolución del aislamiento reproductivo entre especies. La evidencia aportada por los autores indica que la epigenética actúa no sólo en el inicio de la divergencia, sino también en el mantenimiento de los límites de las especies a través de grandes escalas de tiempo evolutivas. Esto plantea un escenario muy diferente al propuesto por la teoría sintética y genera la necesidad de un replanteo del marco teórico de la evolución.

Principales argumentos de la teoría de los sistemas de desarrollo

En este apartado se discutirán algunos de los argumentos principales de la TSD (Oyama *et al.*, 2001). Los autores reconocen seis tesis principales para este marco teórico: 1- determinación conjunta por causas múltiples; 2- sensibilidad al contexto y la contingencia; 3- herencia extendida; 4- el desarrollo como construcción; 5- control distribuido del desarrollo y 6- la evolución como construcción. Se

analizarán en general las más relevantes para la estrategia argumentativa del trabajo.

La consideración de determinación conjunta por causas múltiples se refiere al reconocimiento de las variadas influencias que intervienen en el desarrollo, por ejemplo, el trabajo en red de los genes, los errores de copia, los factores epigenéticos, nutricionales y ambientales. Esta determinación conjunta afecta a cada etapa del desarrollo ontogenético que se encuentran sometidas a diversos tipos de influencia, incluso a las modificaciones del entorno realizadas por la etapa precedente. Esto puede ser explicado por la tesis de paridad (Griffiths y Knight, 1988) que propone la existencia de diferencias entre los roles causales de genes y otro tipo de factores (ejemplo epigenéticos) como en el caso de la endosimbiosis, y que tales diferencias no justifican las teorías constructivas del desarrollo y evolución alrededor de la distinción entre lo que hacen los genes y lo que hace cualquier otro factor causal. Así, a modo de ejemplo, las condiciones generadas durante el período intrauterino modificarán la performance del organismo durante las distintas etapas de la ontogenia. En síntesis, un desarrollo deficiente debido a factores nutricionales en el período intrauterino puede resultar en una baja viabilidad para alcanzar la adultez e incluso para lograr una adecuada capacidad reproductiva (Barker, 1998; Godfrey y Barker, 2000; Dressino *et al.*, 2002).

Por otra parte, la sensibilidad al contexto y contingencia intenta inferir la magnitud de la correlación entre genes y fenotipo en el desarrollo orgánico en una o varias poblaciones. En este sentido, Oyama *et al.* (2001) argumentan que cuanto más fuerte sea la correlación, es más probable que los genes sean responsables del rasgo. Sin embargo, como señalan Natarajan *et al.* (2016) los cambios previsibles en el fenotipo bioquímico no tienen una base molecular predecible. Los experimentos que involucran proteínas ancestrales “resucitadas” revelaron que las sustituciones acaecidas a lo largo de la evolución tienen efectos dependientes del contexto, lo que indica que las posibles soluciones adaptativas son contingentes en relación a la historia previa. Las mutaciones que producen un cambio adaptativo en una especie pueden representar impedimentos en otras especies debido a diferencias en el material genético.

Por otro lado, las estimaciones de heredabilidad no son medidas de importancia causal global, ni tampoco indican en qué medida una característica puede ser modificada por los cambios ambientales (Lewontin, 1974). Esto representa un fuerte cuestionamiento a este aspecto de la TSD por parte de uno de sus teóricos inspiradores. En síntesis, la sensibilidad al contexto es conceptualizada como una interferencia con el patrón básico de causación biológica.

Siguiendo con esta argumentación, cabe destacar que en la genética del desarrollo la actividad de los genes tenían una importancia causal preponderante en el desarrollo

asumiendo que ellos eran lo único que se heredaba de los ancestros. Sin embargo, la TSD es crítica de este criterio argumentando que durante el ciclo de vida se heredan otros recursos como cromosomas, nutrientes, cuidado de las crías, herencia epigenética, nichos ecológicos, etc. Y, en lo que respecta a los nichos ecológicos, la consideración de los organismos como constructores de nichos es relevante para la teoría debido a que los nichos son alterados por las generaciones pasadas y heredados por los organismos en desarrollo incrementando así el pool de herencia no genética.

De esta forma, la teoría de la construcción de nicho es consistente con el concepto del desarrollo como una construcción y con la consideración del desarrollo como un proceso básicamente epigenético. En este sentido, la expresión que el desarrollo ocurre porque está programado o porque ha sido seleccionado, es una expresión metafórica no exenta de subjetividad y de difícil contrastación empírica. Por ejemplo, la presencia de disruptores endócrinos como los agroquímicos, nanoplasticos, feromonas, etc. producen alteraciones en la expresión genética que alteran profundamente el desarrollo orgánico y sus efectos (paladar hendido, microcefalias, alteraciones en el desarrollo de los miembros, etc) pueden manifestarse durante varias generaciones.

Es por ello que, como se mencionó anteriormente, Oyama (2001) define su postura epistémica como constructivismo interaccionista; esto es, el desarrollo de un organismo no viene preformado o programado sino que se realiza mediante interacciones organismo-ambiente y por interacciones dentro del organismo. Así, la consideración que el organismo involucra causas múltiples e interdependientes que interactúan entre sí, es consistente con la práctica de los biólogos del desarrollo. Sin embargo, es conveniente señalar que los trabajos experimentales de la biología del desarrollo, en donde se modifican pocas variables, son útiles dentro de una concepción reduccionista de la práctica científica pero de escaso valor para la comprensión del desarrollo dentro de una visión constructivista-interaccionista compleja.

Es importante destacar en este punto que la TSD contiene dos corrientes principales, la del desarrollo propiamente dicho y la corriente que relaciona desarrollo y evolución. La primera goza de más sustento dentro de la biología del desarrollo; en cambio la segunda presentó objeciones debido a que los aspectos evolutivos del desarrollo no fueron tenidos en cuenta dentro de la teoría sintética. Como se mencionó anteriormente, la consolidación de evodevo significó un gran paso para sustentar los desarrollos teóricos de la TSD. A partir de ese momento, desarrollo y evolución constituyen dos aspectos del mismo problema, permitiendo una nueva conceptualización de la evolución como “cambios en los ciclos de vida de los nichos co-construidos de los organismos que se refleja en la reproducción y distribución diferencial de los sistemas de desarrollo” (Scott Robert *et al.*, 2001, p.956). Esta definición de evolución pone en

jaque a la visión reduccionista dominante, ubicando en el centro de la escena evolutiva al ciclo de vida como unidad en contraposición al organismo o la especie.

El concepto de gen y epigenética: conceptos clave en la dicotomía naturaleza/cultura

Sobre la base de lo expuesto anteriormente en lo referente a la dicotomía naturaleza/cultura, el concepto de gen es una pieza clave en el marco teórico de la TSD. Este concepto fue muy importante y de gran utilidad para definir las relaciones de una porción del genoma con el fenotipo, sin embargo, en la actualidad la noción clásica de gen es inviable y se propuso el término transcriptor (Gingeras, 2007). En efecto, los genes han sido conceptualizados tradicionalmente como elementos puntiformes en la cadena de ADN. En la actualidad las conclusiones del proyecto ENCODE sub proyecto del proyecto Genoma Humano en el 2005 (Gerstein, 2007; Gingeras, 2007; Keller, 2005; Scherrer y Jost, 2007) complejizaron el concepto. A partir de estas nuevas evidencias se propone una nueva definición de gen como la unión de secuencias genómicas codificando un conjunto coherente de productos funcionales potencialmente superpuestos (Gerstein *et al.*, 2007). Como puede apreciarse, esta definición elude las complejidades de la regulación y la transcripción argumentando que son los productos finales de los genes funcionales (por ejemplo las proteínas) las que deben utilizarse como las entidades asociadas antiguamente a un único gen. Es decir, en la actualidad un gen es concebido como un módulo funcional que comprende varios elementos como la cadena y secuencia de bases, varios tipos de ARN asociados, enzimas, etc.

Esta nueva conceptualización del gen lo ubica en una situación más realista respecto al entorno inmediato (enzimas, ARNm, etc.) tanto como al entorno celular y orgánico en general. De esta manera, las influencias ambientales tienen una relación más próxima con esta versión de gen que con las definiciones clásicas. Y, por otra parte, a los genes ya no se los concibe ordenados en una larga cadena de ADN sino operando en una nube de complejidad que se ve incrementada por el hecho de que los genes trabajan conjuntamente en red. Si además consideramos los marcadores epigenéticos, queda clara la trama sistémica compleja de gen, epigenética, fisiología, cuidado materno, etc. En efecto, la unidad de herencia biológica la constituirían el gen y los marcadores epigenéticos asociados.

Por otra parte, el concepto de epigenética es antiguo y se remonta al término epigénesis propuesto por Aristóteles. Sin embargo, Waddington (1942) propone una definición moderna de este término con profundas implicaciones para la biología del desarrollo y para la TSD que se nutre del mismo. En la biología del desarrollo actual existe un consenso respecto a que la ontogenia de un organismo es básicamente un proceso epigenético. El otro aspecto de la epigenética lo constituye la relación entre fenotipo y herencia en el marco

evolutivo. Según Quintero (2011), las modificaciones fenotípicas inducidas por el proceso epigenético pueden ser heredadas y de utilidad para las generaciones subsiguientes, y puede de esta manera, constituir un proceso evolutivo de relevancia. En este sentido, según el autor, la adaptación epigenética constituiría un intermedio entre la adaptación fisiológica y la adaptación darwiniana con consecuencias transgeneracionales. Estas aseveraciones se corresponden con lo expresado por Beurton *et al.* (2000) quienes sostenían que las enzimas celulares eran capaces de manipular activamente al ADN para obtener distintos resultados. En tal sentido, el genoma consiste mayormente de elementos genéticos semi-estables que pueden ser reordenados o movidos en el genoma modificando así el contenido de información del ADN.

En este nuevo escenario se observa un novedoso paradigma de investigación que vincula a disciplinas como la genética, epigenética y fisiología que, anteriormente eran considerados campos de conocimiento independientes y sin relación entre sí. Normalmente los procesos de adaptación fisiológica no se consideraban de relevancia en el contexto evolutivo, sin embargo a partir del creciente número de datos disponibles entre epigenética y fisiología, esta visión debe ser reconsiderada. Según Noble (2013) este nuevo paradigma vuelve a introducir la función fisiológica y la interacción con el medio ambiente como factores que influyen en la velocidad y la naturaleza del cambio hereditario. Lo expresado anteriormente es compatible con lo postulado por la TSD, mostrando la vigencia de sus postulados principales.

La teoría de los sistemas de desarrollo y sus posibles aportes a la biología evolutiva

Como se vio anteriormente varios de los supuestos de la TSD son aplicables a los ciclos de vida de los organismos. Si bien es notoria la falta de estructuración de los conceptos claves dentro de una teoría en sentido clásico, puede admitirse que en términos generales dichos postulados son aceptados por la comunidad de biólogos del desarrollo. Sin embargo, la falta de estructuración teórica antes mencionada puede ser superada admitiendo que los términos y procesos utilizados se vinculan en forma de red conformando, de esta manera, una trama que permite la contrastación de cada nodo en particular.

El problema se complejiza cuando a esta red de conceptos que atañen básicamente al desarrollo orgánico se le pretende incorporar los procesos y conceptos evolutivos. En este caso, dicha red conceptual se expande de manera notable pudiendo surgir contradicciones o incoherencias argumentativas. En efecto, el primer escollo es definir la unidad evolutiva. En la visión darwinista clásica la unidad era el organismo y las poblaciones de organismos de una misma especie. Durante la síntesis moderna, para una gran parte de la comunidad de biólogos, la unidad pasó a ser

el gen constituyendo una corriente importante que basaba sus explicaciones en una perspectiva gen centrada. En la actualidad, el gen centrismo perdió parte de su importancia como explicación de los procesos evolutivos debido al descubrimiento de tipos de herencia no genética -esto es epigenética, herencia citoplasmática, etc.- que cuestionan al modelo sintético imperante. Y, por otro lado, al cambio en el concepto de gen analizado anteriormente, que se transformó en un concepto modular. Por otra parte, esta conceptualización gen centrada dejaba obviamente de lado de manera implícita los aportes de la paleontología, no pudiendo cubrir adecuadamente desde la perspectiva teórica la base empírica observada en el registro histórico. Sin embargo, con el advenimiento de evodevo, la paleontología comienza a cobrar fuerza en la discusión evolutiva al explicar desde la genética ciertos procesos evolutivos como la modificación de la tibia-peroné de aves ya mencionada, que permitió contrastar algunas hipótesis acerca del origen de las aves.

Pero el mayor aporte conceptual de la TSD a la evolución radica en sostener que la unidad evolutiva es el sistema de desarrollo del organismo como un todo, esto es, desde la constitución del cigoto hasta la vejez (Wimsatt, 2001). Y, un sistema de desarrollo puede conceptualizarse como los interactuantes (por ejemplo, los organismos) y los procesos que producen un ciclo de vida (Griffiths y Gray, 2001). La conexión que estos autores realizan entre sistemas de desarrollo y evolución es mediante el concepto de sistema de desarrollo evolutivo (*evolutionary developmental system*) caracterizado como los interactuantes y los procesos que producen los resultados de desarrollo que se reproducen fielmente en un linaje. Cabe destacar que por linaje se entiende a las secuencias causalmente conectadas de ciclos de vida individuales similares. En efecto, los autores sostienen que los sistemas de desarrollo que se replican en un linaje constituyen la unidad evolutiva y cuando estos sistemas son alterados de forma consistente en el tiempo dan lugar a procesos de especiación conducentes a nuevos sistemas de desarrollo. Obviamente que cuando un sistema de desarrollo se altera o modifica tiene consecuencias sobre el resto del sistema en conjunto. Es decir, a modo de ejemplo, un pato no se transformará en dinosaurio solo porque se modifique la relación tibia-peroné sino que también deben modificarse los miembros anteriores, etc. Por lo tanto, debemos considerar al sistema de desarrollo en su conjunto, atendiendo a sus particularidades y relaciones anátomo-funcionales. En síntesis, la consideración de los sistemas de desarrollo desde una perspectiva modular, brinda herramientas conceptuales para realizar análisis generales y particularizados sin perder la visión del conjunto (Dressino, 2005; Dressino y Lamas, 2013).

En este contexto teórico la herencia es definida como la reproducción fiable de los recursos del desarrollo dentro de los linajes. Si bien no son explícitamente mencionados, los

genes juegan un papel importante dentro de esta concepción aunque no determinante. Un aspecto interesante en esta red teórica lo representa el rol asignado a la selección natural y cómo se la define. Como corolario de lo antes expresado para esta corriente de pensamiento, la selección natural si bien es tenida en cuenta como un mecanismo evolutivo importante, no representa un eje principal. La fundamentación de esto puede apreciarse en la definición original de selección natural dada por los defensores de la TSD como “la reproducción diferencial de variantes hereditarias de sistemas de desarrollo debido a mejoras relativas en su funcionamiento” (Griffiths y Gray, 2001, p. 214). La particularidad de esta definición se centra en que dentro de las variantes hereditarias se incluyen a los mecanismos genéticos, epigenéticos, herencia citoplasmática, etc. Es decir, representa una definición superadora y más precisa que la tradicional definición de selección natural como el éxito reproductivo diferencial de fenotipos que portan un genotipo determinado, considerando a la evolución como cambio en la frecuencia de genes, según es entendida en la moderna síntesis.

Es evidente que la epigenética ha jugado un papel clave como mecanismo evolutivo en la nueva visión de la evolución. Según Griffiths y Gray (2001), la herencia epigenética condujo a la generación de un modelo ‘multicanal’ de herencia compuesto por canales separados de transmisión de la información. El sistema multicanal más elemental lo conforma un sistema de herencia binaria compuesto por genes y cultura. Asimismo, otro aspecto importante de la TSD es el referido a la fundamentación de la adaptación y en cómo se diferencia de la explicación ofrecida por la síntesis moderna, es decir, como producto de la selección natural. Si se asume el modelo multicanal de transmisión de la información (canales genéticos, epigenéticos y culturales) y si se tiene en cuenta la definición de selección natural, es posible entender a la adaptación no como producto de la selección natural, sino como consecuencia de la estructura y funcionamiento de un sistema de desarrollo. Esta diferencia implica un salto conceptual importante respecto a la teoría sintética clásica.

A modo de síntesis se puede aseverar que la TSD, al centrar su estrategia explicativa en los sistemas de desarrollo, logra aportar elementos importantes para una visión más completa de la evolución. Esta perspectiva de la evolución contiene elementos provenientes de la síntesis moderna pero incorpora básicamente los aportes del desarrollo ontogenético y de otras disciplinas incluyendo a la cultura, aspecto que fue marginado de las explicaciones sintéticas.

CONCLUSIONES

A lo largo del presente trabajo se ha pretendido esclarecer la diversidad de teorías y metodologías que constituyen la TSD. Es cierto que, la consideración de los distintos elementos que la componen, no permite su análisis

como una ‘teoría unificada’ del desarrollo. Sino que se corresponde con senderos de análisis conceptual que los biólogos del desarrollo pueden transitar liberándose de dogmas sin fundamento como la estricta determinación genética del desarrollo. Por otra parte, cabe destacar que la TSD es consistente con la termodinámica de los sistemas abiertos como ya se explicó, ya que la construcción de los organismos se realiza en constante interacción con el medio tanto físico como biológico. En cambio, los estudios reduccionistas no pueden dar cuenta de estos fenómenos debido a las características metodológicas disímiles de este tipo de análisis. Asimismo, la TSD representa un avance en la unificación o relación de diversas teorías o hipótesis del desarrollo normalmente consideradas de manera separada dentro de un escenario evolutivo, por ejemplo, es de destacar la importancia asignada a la epigenética dentro de este marco.

El aporte de la TSD en la comprensión y explicación evolutiva requiere de un análisis más detallado debido a numerosas lagunas conceptuales y metodológicas que no logra superar. A modo de ejemplo, la relación entre selección natural y adaptación continúa inestable ya que los proponentes de la TSD sostienen el rol secundario y no determinante de la selección como explicación de la adaptación. Este aspecto se ve reforzado por el desarrollo del concepto de construcción de nicho estrechamente vinculado al de adaptación pero que representa una tensión para las explicaciones evolutivas debido al rol marginal que tendría la selección natural y que incluso competiría con ésta como mecanismo evolutivo. Pero por otra parte, logra explicar exitosamente fenómenos o procesos que no pudieron explicarse adecuadamente desde otros marcos teóricos, como el caso citado anteriormente sobre la reconstrucción de la tibia y peroné en aves y su relación con dinosaurios. Esto representa un progreso notable que, en caso de continuar, permitirá la elucidación de muchas cuestiones no resueltas vinculadas a diversas filogenias. En este caso, los aportes de evodevo en conjunción con la comparación de genomas y análisis de los metilomas, constituyen metodologías de suma importancia utilizadas por los adherentes a la TSD.

Un aspecto antes mencionado que amerita una consideración especial es el referido a la ‘unidad evolutiva’. En biología evolutiva hay un desacuerdo permanente acerca cuál es la unidad de análisis en evolución. Y, en este escenario, existen diversas opiniones dependiendo de la disciplina, esto es, el gen, fenotipo, la población, etc. Para la TSD en cambio, la unidad de análisis evolutivo es el sistema de desarrollo. Este aporte representa un cambio conceptual importante porque si bien un fenotipo puede ser considerado un sistema de desarrollo, la especificación del sistema en sí como unidad evolutiva coloca en el centro de la escena a un sistema biológico con todas las implicancias que ello conlleva, esto es, sistemas altamente

integrados funcionalmente con una estructura modular, etc. Sin embargo, la aceptación de esta propuesta es difícil de aplicar a distintas disciplinas biológicas debido a las dificultades provenientes de la aplicación de conceptos sistémicos. Así, a modo de ejemplo, en paleontología la aplicación de la teoría de sistemas es compleja ya que metodológicamente se puede asumir que un fósil es la representación de un sistema extinto, pero por el momento no pueden analizarse las relaciones entre sistemas ni la modularidad en la que funcionan. Y, en consecuencia, los procesos macro evolutivos no han podido ser explicados de forma satisfactoria.

Otro aspecto de no menor importancia lo constituye el rol de la selección natural. Para la síntesis moderna la selección natural representa la influencia más importante y creativa en la evolución que explica el por qué las diversas propiedades de los organismos armonizan con sus ambientes, esto es adaptación. Sin embargo, la TSD asume que los procesos de desarrollo que funcionan a través de los canales de desarrollo y la construcción de nicho, son corresponsables con la selección natural de la velocidad y dirección de la evolución, contribuyendo a la complementariedad organismo-ambiente.

Son diversos los aspectos que involucran a esta teoría o conjunto de supuestos teóricos denominado TSD que no se han analizado por razones de espacio y estrategia argumentativa debido a lo extensión que ocuparían. Como se mencionó anteriormente, los adherentes de esta corriente de pensamiento que han denominado TSD, reconocen que no presenta las propiedades de una teoría clásica, sino como un marco teórico general. Por otro lado, sería posible considerarla como un potencial programa de investigación metodológico en donde una investigación se nutre de un conjunto de hipótesis o teorías de acuerdo a la estrategia metodológica a fin de contrastar ciertas hipótesis. La TSD no puede rivalizar, por las razones expresadas a lo largo del artículo, con una teoría estructurada y organizada como la darwiniana bajo el prisma del método hipotético-deductivo. Pero sí puede constituir un marco más general de interpretación debido a su soporte sistémico, a la fuerte prevalencia de las explicaciones epigenéticas correlacionadas estrechamente con las culturales y finalmente, a la fundamentación más integral de la adaptación dada por las razones anteriores.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue parcialmente financiado mediante el subsidio al Proyecto Tetra Anual de Investigación y Desarrollo 11/N 775 de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Argentina.

CONFLICTO DE INTERESES

El autor declara que no existen conflictos de intereses.

REFERENCIAS

- Barker DPJ. In utero programming of chronic disease. *Clin Sci*. 1998;95:115-128.
- Bertalanffy LV. *Modern theories of development: an introduction to theoretical biology*. London: Oxford University Press; 1933. 204 p.
- Bertalanffy LV. *Teoría general de los sistemas*. México: Fondo de Cultura Económica; 1981. 336 p.
- Bertalanffy LV. *General System Theory; Foundations, Development, Applications*. New York: George Baziller; 1968. 289 p.
- Beurton PJ, Falk R, Rheinberger HJ. *The Concept of the gene in development and evolution: historical and epistemological perspectives*. Cambridge: Cambridge University Press; 2000. 401 p.
- Botelho JF, Smith-Paredes D, Soto-Acuña S, O'Connor J, Palma V, Vargas AO. Molecular development of fibular reduction in birds and its evolution from dinosaurs. *Evolution*. 2016;70(3):543-554. Doi:10.1111/evo.12882
- De Robertis EM, Sasai Y. A common plan for dorsoventral patterning in Bilateria. *Nature*. 1996;380:36-40. Doi:10.1038/380037a0
- Dressino V. Theoretical and semantic aspects of the modular physiological adaptation. *Rivista di Biologia / Biology Forum*. 2005;98:265-278.
- Dressino V, Lamas SG. A theoretical characterization of morphofunctional and developmental modules: an approach to the study of the craniofacial complex. *Theor Biol Forum*. 2013;106:37-47.
- Dressino V, Orden B, Oyhenart EE. Sexual responses to intrauterine stress: body and brain growth. *Clin Exp Obstet Gyn*. 2002; XXIX(2):100-102.
- Gerstein MB, Bruce C, Rozowsky JS, Zheng D, Du J, Korbel JO, *et al*. What is a gene, post-ENCODE? History and updated definition. *Genome Res*. 2007;17:669-681. Doi:10.1101/gr.6339607
- Gilbert SF, Epel D. *Ecological developmental biology: integrating epigenetics, medicine, and evolution*. Massachusetts: Sinauer; 2009. 480 p.
- Gingeras TR. Origin of phenotypes: genes and transcripts. *Genome Res*. 2007;17:682-690. Doi:10.1101/gr.6525007
- Godfrey KM, Barker DJP. Fetal nutrition and adult disease. *Am J Clin Nutr*. 2000;71(suppl):1344S-1352S.
- Gould SJ. *Ontogeny and Phylogeny*. USA: Belknap Press of Harvard University Press. 1977. 501 p.
- Gray R. Death of the gene: developmental systems strike back. In: Griffiths P., editor. *Trees of Life*. Dordrecht: Kluwer Academic; 1992. p. 165-209.
- Griffiths PE, Gray R. Darwinism and Developmental Systems. In: Oyama S, Griffiths PE, Gray R, editors. *Cycles of Contingency: Developmental Systems and Evolution*. Cambridge: MIT Press; 2001. p. 195-218.

- Griffiths PE, Knight RD. What is the developmentalist challenge?. *Philos Sci.* 1998;65:253-258.
- Jablonka E, Lamb MJ. *Epigenetic inheritance and evolution.* Oxford: Oxford University Press;1995. 346 p.
- Jablonka E, Lamb MJ. Bridges between development and evolution. *Biol Philos.* 1998;13:119-124. Doi:10.1023/A:1006520407209
- Jablonka E, Lamb MJ. The Changing Concept of Epigenetics. *Ann NY Acad Sci.* 2002;981:82-96.
- Jablonka E, Lamb MJ. *Evolution in four dimensions: Genetics, epigenetics, behavioral, and symbolic variation in the history of life.* Cambridge: MIT Press; 2006. 462 p.
- Jablonka E, Lamb MJ. The expanded evolutionary synthesis—a response to Godfrey-Smith, Haig, and West-Eberhard. *Biol Philos.* 2007;22:453-472. Doi:10.1007/s10539-007-9064-z
- Jablonka E, Lamb MJ. Soft inheritance: Challenging the Modern Synthesis. *Genet Mol Biol.* 2008;31(2):389-395. Doi:10.1590/S1415-47572008000300001
- Jablonka E, Raz G. Transgenerational epigenetic inheritance: Prevalence, mechanisms, and implications for the study of heredity and evolution. *Q Rev Biol.* 2009;84(2):131-175. Doi:0033-5770/2009/8402-0001
- Jablonka E, Lamb MJ, Avital E. ‘Lamarckian’ mechanisms in darwinian evolution. *TREE.* 1998;13(5):206-210. Doi:10.1016/S0169-5347(98)01344-5
- Keller EF. The century beyond the gene. *J Biosci.,* 2005;30:3-10. Doi:10.1007/BF02705144
- Lewontin RC. The analysis of variance and the analysis of cause. *Am J Hum Genet.* 1974;26: 400-411.
- Natarajan C, Hoffmann FG, Weber RE, Fago A, Witt CC, Storz JF. Predictable convergence in hemoglobin function has unpredictable molecular underpinnings. *Science.* 2016;354:336-339. Doi:10.1126/science.aaf9070
- Noble D. Physiology is rocking the foundations of evolutionary biology. *Exp Physiol,* 2013;98(8):1235-1243. Doi:10.1113/expphysiol.2012.071134
- Oyama S. *Evolution’s Eye: A Systems View of the Biology-Culture Divide.* Durham and London: Duke University Press; 2000a. 274 p.
- Oyama S. *The Ontogeny of Information: Developmental system and evolution.* Durham and London: Duke University Press; 2000b. 273 p.
- Oyama S, Griffiths PE, Gray RD. *Cycles of contingency: developmental systems and evolution.* Cambridge: MIT Press; 2001. 377 p.
- Pradeu T. The Organism in Developmental Systems Theory. *Biol Theory.* 2010;5(3): 216-222. Doi:10.1162/BIOT_a_00042
- Pfennig DW, Servedio MR. The role of transgenerational epigenetic inheritance in diversification and speciation. *Non-Genetic Inheritance.* 2012;17-26.
- Quintero FA. Epigenética, conceptualización y alcance epistémico. *RAAB.* 2011;13:97-103. Doi:10.17139/raab.2011.0013.1.%25g
- Scherrer K, Jost J. Gene and genon concept: coding versus regulation. *Theory Biosci.* 2007; 126:65-113. Doi:10.1007/s12064-007-0012-x
- Scott Robert J, Hall BK, Olson EM. Bridging the gap between developmental systems theory and evolutionary developmental biology. *Bio Essays.* 2001;23:954-962. Doi:10.1002/bies.1136
- Smith TA, Martin MD, Nguyen M, Mendelson TC. Epigenetic divergence as a potential first step in darter speciation. *Mol Ecol.* 2016;25(8):1883-1894. Doi:10.1111/mec.13561
- Waddington CH. Evolution of developmental systems. *Nature.* 1941;147:108-110. Doi:10.1038/147108a0
- Waddington CH. The Epigenotype. *Int J Epidemiol.* 2012;41(1):10-3. Doi:10.1093/ije/dyr184
- Wimsatt WC. Generative entrenchment and the developmental systems approach to evolutionary processes. In: Oyama S., Griffiths P.E., Gray R.D., editors. *Cycles of Contingency: Developmental Systems and Evolution.* Cambridge: MIT Press; 2001. p. 219-237.