

*Jerarquías, integración
y complejidad en biología.
Un posible marco para la evo-devo*

*Hierarchies, integration and complexity in biology.
A possible framework for evo-devo*

MARIO CASANUEVA*

*Departamento de Humanidades, Universidad Autónoma Metropolitana-Cuajimalpa,
México, D.F. Φ -bio: Seminario de filosofía de la Biología, UAM-C (México)*

GUILLERMO FOLGUERA

Grupo de Filosofía de la Biología. Facultad de Filosofía y Letras/Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. CONICET (Argentina)

MARIANA PEIMBERT

Departamento de Ciencias Naturales Universidad Autónoma Metropolitana-Cuajimalpa, México, D.F. Φ -bio: Seminario de filosofía de la Biología, UAM-C (México)

Recibido: 19-1-2013

Aprobado definitivamente: 1-2-2013

RESUMEN

Históricamente, las jerarquías han servido para clasificar y organizar la vida. Actualmente, es claro que capturar conceptualmente la complejidad y diversidad de la vida, requiere más de una

* Este trabajo participa de los proyectos CB 182084, del CONACYT, México y del PICTR 2006 N° 2007, de la ANPCyT, Argentina.

sola jerarquía. Aquí se abordan algunos de los principales retos que enfrentan las jerarquías al procurar aprehender la biodiversidad. Para resolverlos, se propone una red de jerarquías que sirven de descriptores de procesos con genidentidad y pluralismo ontológico, desde una perspectiva y nivel particulares. La red de jerarquías se concibe como un conjunto de ramas en crecimiento que pueden dividirse y unirse de múltiples maneras. Nuestra perspectiva resuelve varios de los problemas identificados e integra perspectivas multinivel justo lo que se requiere para construir del marco demandado por la evo-devo.

PALABRAS CLAVE

EVO-DEVO, DIVERSIDAD BIOLÓGICA, PLURALISMO ONTOLÓGICO, TIEMPO EN BIOLOGÍA, TEORÍAS MULTINIVEL

ABSTRACT

Throughout history hierarchies have been useful for categorizing and organizing life. It is clear that one hierarchy is not enough for the conceptualization of the complexity and diversity of life as we currently understand them. In this paper we address some of the key challenges associated hierarchies when apprehending biodiversity. Furthermore, we propose a network which consists of different hierarchies that serve as descriptors of processes with genidentity and ontological pluralism. Each hierarchy describes a process from a particular perspective and level. Thus, this network is conceived as growing branches that can divide and join multiple ways. Our approach solves several of the identified challenges and it becomes a way of integrating thoughts to allow the construction of a framework required by evo-devo.

KEY WORDS

EVO-DEVO, DIVERSITY OF LIFE, ONTOLOGICAL PLURALISM, TIME IN BIOLOGY, MULTI-LEVEL THEORIES

I. INTRODUCCIÓN

A LO LARGO DE LA HISTORIA DE LA BIOLOGÍA tanto holistas como reduccionistas han encontrado en la idea de jerarquías una de las vías conceptuales más fructíferas para pensar la complejidad y diversidad de lo viviente (Eldredge 1985, 2007; Maynard Smith y Szathmáry 1997; Emmeche, Stjernfelt y Køppe 2000; Mazzochi 2008). A su vez, las jerarquías han sido de gran utilidad para categorizar y organizar la vida. El arreglo de las especies en series de clases anidadas que agrupan entidades similares relacionadas se remite al pensamiento griego y llegó hasta nuestros días a través de la obra de Linneo cuya taxonomía, refleja el pensamiento jerárquico, incluso en el nombre de las especies.¹ En la biología actual, la estructura formal de las clasificaciones reconoce una serie

1 A pesar del esencialismo creacionista de Linneo, que hoy juzgamos inadecuado (Mayr 1982) aún conservamos su manera de nombrar especies y grandes ramas de su taxonomía.

de niveles denominados ‘categorías’ organizados según una relación de orden jerárquico estricto. En términos generales, desde la biología del siglo XX el ‘nivel’ dentro de la jerarquía fue entendido como la posición de una categoría particular respecto de otras. A su vez, a cada una de ellas corresponden ciertas clases entendidas como *taxa*. La clasificación se basa en la idea de que todos los organismos deben formar parte de dichos *taxa* y sólo pueden ser parte de un único taxón en cada una de las categorías.

A fines de la adecuada concepción de la complejidad y diversidad biológicas, no basta una sola jerarquía. Sin embargo, más allá de sus usos en taxonomía, actualmente no hay acuerdo respecto a los tipos de jerarquías que deben considerarse, ni a cuáles sean sus niveles o a cuáles relaciones presentan entre ellos. Así, por ejemplo, aunque la jerarquía de los denominados «niveles de organización» ha recibido gran aceptación (Novikoff 1945; Whyte, Wilson, y Wilson 1969; Pattee 1973; Grene 1987; Allen y Hoekstra 1992; Ahl y Allen 1996; Mazzochi 2008), la diversidad de niveles reconocidos varía tanto como sus postulantes y la pluralidad de propuestas se presenta por igual a lo largo de toda la escala, aunque quizá se encuentre más acentuada en los niveles superiores de la jerarquía. A título de ejemplo, Valentine (1973) indica que las jerarquías ecológicas involucran a organismos, poblaciones, comunidades, provincias y biota. Otra opción puede encontrarse en MacMahon *et al.* (1978), donde se describen tres jerarquías «paralelas» por encima del nivel del organismo. La primera tiene como niveles: reino, *phylum*, clase, orden, familia, género y especie. La segunda, propone la comunidad, la población y el *demo*. La última indica los niveles ecológicos de biósfera y ecosistema. Curtis *et al.* (2006) introducen un amplio espectro de niveles de integración en ecología: individuos, poblaciones, grupos de poblaciones, comunidades, ecosistemas, regiones naturales, biósfera.

En este trabajo nos ocupamos de algunas de las principales dificultades que presentan las jerarquías a la hora de aprehender la diversidad biológica, a la vez que proponemos una alternativa que a nuestro entender logra resolver varios de dichos inconvenientes y se constituye en una vía para la integración de pensamientos multinivel que permitan un marco para la integración requerida por la evo-devo.

II. CONSIDERACIONES GENERALES EN TORNO A LOS PRINCIPALES TIPOS DE JERARQUÍAS

En términos generales, un sistema jerárquico consiste en una colección de subclases o partes de un determinado sistema o conjunto que se halla en una relación que establece prelación (un orden). Aunque esta caracterización admite la posibilidad de jerarquías no inclusivas, en el caso particular de la biología la mayoría de las jerarquías que se han propuesto son obligatoriamente inclusivas. Diferentes tipos de jerarquías pueden ser consideradas en función de: (i) los ítems o entidades que las componen, (ii) las relaciones que se establecen entre

los niveles (básicamente se admiten tres tipos: ontológicas, epistemológicas y metodológicas) y (iii) el patrón de ordenamiento.

En biología se han postulado diversas jerarquías que presentan diferencias respecto a estos tres aspectos y en la actualidad, no hay consenso respecto a las características que debe presentar una jerarquía como tal, pues cada autor consigna y destaca diferentes aspectos, unos más formales, otros más orgánicos. No obstante, por lo general se reconocen al menos dos divisiones principales de jerarquías.

Por una parte se encuentra la división señalada por Salthe (2002), quien diferencia entre jerarquías todo-parte, a las que denomina escalares, y las jerarquías de especificación o anidamiento de subclases. En las jerarquías todo-parte las partes están en los todos, (v.g., [... [especies [poblaciones [organismos [genes [...]]]]]), mientras que en las jerarquías de especificación, la relación relevante es «ser una subclase de» (v.g., {mamíferos {primates {humanos}}}). Cabe señalar que nada impide considerar la existencia de jerarquías mixtas o grupos de jerarquías relacionadas (ver, por ejemplo, Thagard 1992).

Por otro lado, Eldredge (1985, 2008) diferencia entre «jerarquías ecológicas» o «sincrónicas» y «jerarquías evolucionistas» o «dicrónicas». Las primeras se relacionan con patrones de transferencia de materia y energía, valga decir con las maneras en que las entidades *interaccionan* (Hull, 1980). Una lista de sus componentes típicamente incluye proteínas, organismos, avatares (poblaciones), ecosistemas locales y ecosistemas regionales. Las jerarquías evolucionistas están fincadas en la información genética y la evolución, por lo que incluyen *replicadores* (Dawkins 1976, 1982): genes, organismos, demos (poblaciones), especies y *taxa* de niveles superiores. Cabe señalar que la diferencia entre estas jerarquías está dada por la naturaleza de los distintos niveles que incluyen, y no por el tipo de relaciones que establecen entre sus niveles. Es significativo remarcar que los organismos forman, a la vez, parte de ambas jerarquías.

En lo que sigue nos ocuparemos fundamentalmente de diferentes jerarquías de niveles de organización, reconociendo que no se trata de una propuesta única, sino de una serie de ellas. No usaremos una definición o caracterización precisa pues la diversidad de niveles reconocidos varía tanto como sus postulantes, a modo de ilustración, señalamos la secuencia: «biomoléculas, organelos, sistemas sub-celulares, células, grupos celulares, tejidos, órganos, sistemas, organismos, grupos, (clonas), poblaciones comunidades, ecosistemas y biosfera», es claro que se pueden considerar otros niveles o extremos. De estas jerarquías, nos importa señalar que entre sus niveles se contempla una cierta relación de conformación, pues las entidades de cualquier nivel, con excepción del primero (caso de haberlo), están al menos parcialmente constituidas por algún tipo de re-agrupamiento o re-combinación de unidades del nivel previo (partes). La construcción puede ir desde un simple ordenamiento o una adición de unidades, hasta el resultado

de aplicar una o una serie sucesiva de operaciones como: combinar, agrupar, ordenar, reunir, re-combinar, etc.

III. ONTOLOGÍA(S), REDUCCIONISMO Y FUNDAMENTISMO EN LAS JERARQUÍAS BIOLÓGICAS

Las jerarquías de niveles han servido de apoyo tanto a posiciones reduccionistas –que sostienen algún tipo de fundamentismo–, como anti reduccionistas, que han se asocian a posiciones emergentistas y/o pluralistas. El fundamentismo suele acompañarse de la tesis de reducción ontológica misma que, en términos generales, «implica la afirmación de que objetos o ámbitos de cierta naturaleza pueden, al fin y a la postre, definirse o caracterizarse en términos o en componentes que corresponden a otro ámbito, de naturaleza distinta» (Klimovsky 1994). En la biología contemporánea el reduccionismo ontológico se encarna en la idea de que cada sistema biológico particular (ej.: un organismo) no es otra cosa que conglomerados de moléculas e interacciones entre ellas.

Frecuentemente, el reduccionismo ontológico y el fundamentismo moleculares se han contrapuesto a posiciones vitalistas, holistas o sistémicas. Durante el siglo XX, una de las áreas en donde este enfrentamiento se dio con mayor intensidad fue la biología del desarrollo. En ésta y otras áreas, cada vez son más numerosas las posiciones anti-reduccionistas que, respecto a la jerarquía de niveles, postulan que el ascenso entre niveles implica el reconocimiento de nuevas propiedades y leyes no derivables de aquellas que caracterizan a los niveles previos y que no necesariamente conectan entidades inter niveles. Es común que quienes abogan por tesis anti-reduccionistas postulen la existencia de mecanismos de retroalimentación y de interacciones intra e inter niveles de organización biológica (Weiss 1950, 1971; von Bertalanffy 1972; Lambert 1984); destacando la influencia de los niveles superiores sobre los que se encuentran por debajo de ellos (Campbell 1974; Emmeche, Köppe y Stjernfelt, 2000; Noble 2006; Martínez y Moya 2011). Este tipo de emergentismo conlleva la tesis de autonomía epistémica, y en ocasiones también una tesis de autonomía ontológica de los diferentes niveles (Emmeche, Köppe y Stjernfelt 1997), lo que plantea la posibilidad de identidades múltiples, o pluralidades ontológicas. v.g., un paramecio es –a la vez– simbiote, organismo, célula, compleja red de interacciones de subsistemas celulares, gigantesca estructura dinámica de diversos biopolímeros en arreglos particulares, etc. Desde esta perspectiva, ninguno de estos niveles es reducible a aquel donde supuestamente radica la verdadera y única realidad ontológica. A su vez, cabe señalar que el pluralismo ontológico admite múltiples descripciones a lo largo de los diferentes niveles. Quizá convenga aquí recordar que reconocer la genuina autonomía ontológica de los niveles no significa permitir en ellos la anulación de las leyes que rigen en los niveles a los que pertenecen sus diversas partes.

IV. LAS JERARQUÍAS: ALGUNAS DIFICULTADES

Si bien las versiones canónicas de las jerarquías biológicas cuentan con innegables virtudes y contribuciones, también enfrentan dificultades a la hora de explicar o representar la complejidad y diversidad de la vida. A continuación, desarrollaremos brevemente algunas de las principales.

IV.1. DOMINIOS Y NIVELES, UNA RELACIÓN DIFÍCIL

(a) Los múltiples dominios parecen exigir múltiples jerarquías, por ejemplo, (i) en una jerarquía que incluya a las hormigas parece necesario incluir un nivel entre lo individual y lo poblacional, ítem que no se requiere en diferentes especies de arácnidos, aunque sí en delfines, con las diferencias del caso, (ii) leer en las especies actuales su historia evolutiva, ver en ellas las ramificaciones del árbol de la vida, implica, en buena medida, saber distinguir analogías y homologías. El carácter polifilético de algunos taxa tiene considerables implicaciones en las homologías (Gould 1980). Si la jerarquía debe permitir la representación por niveles de la filogenia evolutiva, se debe admitir la distinción de jerarquías diferentes, o al menos la separación o reunión de ramas diferentes de una misma jerarquía, probablemente con niveles también diferentes.

(b) En las diferentes jerarquías, ni la lista de niveles ni los niveles mismos poseen límites indubitables y fijos. Ejemplificando, actualmente existen al menos dos *territorios*, cercanos al nivel de organismo, que parecen contar como niveles: simbioses y biopelículas. Los simbioses se entremezclan generando nuevas entidades con características —emergentes— heredables. Desde nuestra perspectiva, los diferentes tipos de simbioses deben considerarse nuevos niveles de organización biológica y cabe diferenciar un enorme abanico de ellos, siendo los más extremos aquellos que implican la imposibilidad de retornar a la vida autónoma. Por su parte, en las biopelículas se presenta una interacción íntima muy compleja, pues las células de los organismos (incluso de distintas especies) que las conforman son capaces de regulación genética a distancia y de procesos de sincronización de eventos y diferenciación celular.

(c) Otro problema es la vaguedad en la delimitación de niveles, especialmente en aquellos casos que parecen requerir «soluciones especiales». Por ejemplo, los casos de los hongos de gran extensión (kilómetros de diámetro), o de los arrecifes de coral, ¿se tratan propiamente de individuos, poblaciones, o bien de otra alternativa? Un primer impulso puede ser el de vincular los cuerpos con continuidades espaciales, pero ello generaría problemas en el caso de los injertos o de las ramas poliploides.

(d) La simbiosis genera problemas en la adjudicación de los niveles. Ejemplificando: según la teoría de la endo-simbiosis serial, la célula eucariota es el homólogo de una reunión secuencial y estructurada de células procariotas. Si

el cambio entre niveles implica surgimiento de propiedades emergentes, los eucariotas deberían estar jerárquicamente por encima de los procariotas. Así, el nivel celular no parece ser ni un solo nivel, ni una clase natural.

(e) Por otra parte, un organismo unicelular es un organismo aunque no tenga ni sistemas, ni órganos, ni tejidos con lo que se rompe el patrón composicionalista, a menos que se reconozcan varias jerarquías o éstas se ramifiquen. Da la impresión que el término «organismo» se aplica a entidades ubicadas en distintos niveles, sobre distintas jerarquías y contempla por igual células bacterianas o entidades cercanas a lo poblacional.

(f) Un último ejemplo de los tipos de problemas respecto a los dominios, se asocia a la aplicación del término especie. Ilustrando: (i) debido a la transferencia horizontal de genes, no es posible seguir pretendiendo que el concepto de especie y en consecuencia su nivel asociado, sea el mismo o tenga el mismo significado en los tres dominios de la vida *Archaea*, *Bacteria* y *Eukarya*, (ii) la hibridación, particularmente frecuente en vegetales, también genera problemas en la asignación de especies (Futuyma 1998) y (iii) las especies en anillo, como las que componen el género *Larus* en torno al Polo Norte, también representan un caso complicado.

IV.2. LA MULTIPLICIDAD DE JERARQUÍAS Y LA DIFICULTAD DE UNA UNIFICACIÓN

Las diferentes jerarquías generan una partición y un orden, sobre variados y numerosos aspectos de los seres vivos y su posible unificación no está exenta de dificultades. Es, en este contexto, en el que debe entenderse una de las grandes aspiraciones de la reciente biología evolutiva del desarrollo (evo-devo), misma que demanda una re-conceptuación de las maneras dominantes en las que se han pensado tanto la evolución como el desarrollo (Burian 1997) y cuyo éxito depende en gran medida de esta empresa (Laubichler y Maienschein 2007). Entre otros aspectos, la posición integracionista de la evo-devo plantea la necesidad de generar mecanismos integradores de niveles, revisar las distinciones entre causas próximas y remotas y entre biología funcional y evolutiva (Amundson 2005, Martínez y Moya 2011) con mayor o menor intensidad, dependiendo del programa de investigación elegido (Müller 2007).

IV.3. LA EXCLUSIÓN DE LA TEMPORALIDAD

Otro cuestionamiento a las jerarquías biológicas tiene que ver con la ausencia de una dimensión temporal en muchas de ellas. Posiblemente, esta ausencia revele en parte el carácter fijista que le fue dado en propuestas tales como las de Linneo. A partir de la consolidación de la estructura jerárquica en la segunda mitad del siglo XX, la ausencia de la dimensión temporal refleja algún tipo de dificultad en la estrategia de conceptualización, pues en numerosos casos la sola presentación de los niveles incluidos remite o presupone, su origen

temporal. Es cierto que algunas jerarquías como la evolutiva, estructurada a partir de las unidades de selección, presuponen alguna noción de temporalidad. Sin embargo, múltiples conceptualizaciones jerárquicas no la contemplan y ello les resta dinamismo.

V. EXTENSIÓN DE LAS JERARQUÍAS Y LA ESTRUCTURA DE REDES MULTINIVEL, SU REPRESENTACIÓN EN EL PLANO

A continuación se ilustran algunos trazos que deben ser considerados para la representación en el plano de redes (orientadas) de niveles y que permiten la descripción de pluralidades ontológicas. En particular, presentaremos las nociones de modularidad y tiempo biológico.

V.1. EL EJE COMPOSICIONAL, LA MODULARIDAD

Las ideas sobre módulos son múltiples. Mientras que para Moss (2001) un módulo es «una unidad que es una parte componente de un sistema mayor que, sin embargo, posee su propia identidad estructural y/o funcional», Callebaut (2005) enfatiza la integración interna y la independencia relativa de otros módulos, en tanto que Müller y Wagner (1996) y Müller y Newman (2003) consideran que los módulos deben persistir como unidades identificables a través de grandes intervalos y servir como bloques de construcción de otros sistemas. El enfoque modular puede auxiliar en la elucidación de lo que se considere un nivel.

En los sistemas modulares, las entidades de cualquier nivel, con excepción del primero (caso de haberlo), están al menos parcialmente constituidas por algún tipo de re-agrupamiento o re-combinación de unidades de niveles previos. Este esquema da lugar a una jerarquía anidada de bloques de construcción y permite la conexión tanto entre módulos como entre niveles. Adicionalmente, la confección modular es un dispositivo ahorrador de trabajo y energía, pues la secuenciación de componentes con relativamente pocas interacciones es menos costosa y más ágil que la síntesis de grandes configuraciones a partir de pequeñas unidades sueltas con muchas posibilidades de interacción (Stephens 2011). Esta propiedad contribuye sustantivamente a la modelización de la génesis de los niveles.

En el nivel básico, estructuras sencillas, como por ejemplo, monómeros orgánicos, se integran en sistemas más grandes (en este caso mediante uniones covalentes, v.g. biomoléculas funcionales, como proteínas, o ácidos nucleicos). Tales sistemas se constituyen en bloques mayores (por ejemplo, vías metabólicas o redes de regulación de genética (GRN) (Huang 2011)) que a su vez se integran en módulos funcionales y así sucesivamente, formando, en y entre niveles, redes complejas cuyos componentes se vinculan mediante nexos estructurales y funcionales (Oltvai y Barabási 2002).

El eje composicional representa un gradiente discreto que –aproximadamente– coincide con el orden jerárquico entre niveles, conforme nos alejamos del origen se requieren mayores operaciones de construcción recursiva para obtener las entidades que se ubican en esa región.

Las ideas y métodos del llamado análisis de gradientes en ecología vegetal (Curtis y McIntosh 1951; Whittaker 1956, ter Braak, 1995 y Prentice 1988; Kruskal, 1964 a y b) pueden ser de utilidad aquí, pues al ordenar las entidades según un criterio estructural que expresa un cambio relativamente gradual, es posible revelar patrones de distribución, composición y agregación de entidades que estén relacionados con algún otro tipo de gradiente. Así como la gama de verdes de una montaña, delata su composición florística, lo que a su vez delata cambios ambientales, es de esperar que los gradientes composicionales de los niveles estén relacionados con estrategias experimentales o uso de ciertos instrumentos. Más aún es probable que nos permitan entrever aspectos relacionados con estilos de razonamiento o contextos intelectuales, pero hay que proceder con cautela pues esta cuestión habrá de resolverse empíricamente (Méndez 2006; Méndez y Casanueva 2012).

V.2. *EL EJE TEMPORAL, EL TIEMPO BIOLÓGICO*

En 1956, Haldane propuso una clasificación de los fenómenos biológicos en: moleculares, fisiológicos, ontogénicos, históricos y evolutivos y, bajo la óptica de la composición modular, señaló que en los diferentes niveles el crecimiento en dimensiones espaciales, va acompañado de un incremento en la duración de los eventos, donde cada uno de los procesos de un determinado nivel está compuesto por números procesos más rápidos que él mismo del nivel previo. Así, composiciones modulares particulares, inducen sobre tales niveles los correspondientes patrones de medida temporal. El tiempo biológico propio no es un tiempo universal, sino uno relativo a bioprocesos particulares. Sorprendentes lecturas sobre los organismos aparecen cuando, por ejemplo, comparamos la duración de la vida de una musaraña con la de un elefante, no en años, o meses, sino en número de pulsaciones cardíacas o de divisiones celulares.

Las entidades biológicas, poseen genidentidad: dentro de ciertos límites, son susceptibles de cambio y modificación, sin pérdida de identidad. Esto les confiere la capacidad de tener historia, de poseer pasado, presente y futuro *propios*. Más que considerar que los seres vivos están insertos en un tiempo universal, estandarizado, debemos pensar que la pauta de sus propios devenires constituye la adecuada medida de su tiempo biológico. La escala, y la unidad de medida del tiempo, están dadas por la conformación y duración de sus eventos. La pluralidad ontológica de las identidades está relacionada con una multiplicidad de referentes temporales, a cada descripción ontológica debe asociarse la

correspondiente escala de tiempo. La identificación de las correspondencia(s) es un problema empírico.

El eje temporal refleja el devenir coordinado de sucesiones de eventos con pluralidad ontológica. La ontogenia de los metazoarios sirve para ilustrarlo. A través del tiempo, van apareciendo arreglos estructurales que poseen propiedades emergentes. La mórula, una agrupación celular a la que podemos considerar el primer tejido, da origen a otros tres (ectodermo, endodermo y mesodermo), en algún momento aparecen órganos y sistemas. El proceso se corresponde con diversos niveles y ejes descriptores dentro de cada uno de ellos. Ejemplos de ejes descriptores pueden ser: (i) en el nivel molecular: patrones de regulación genética (sistema *hox*), diferentes rearrreglos del proteoma, o incluso los cambios en el metagenoma de su microbiota, (ii) en el nivel subcelular: diferentes descripciones de estados cromosómicos, (iii) en el nivel celular, líneas de genealogías celulares o sucesiones de conjuntos de estados celulares, (iv) en el nivel tisular la histogénesis y la organogénesis, etc. Está claro que entre estos descriptores existen relaciones de todo tipo. Por ejemplo, simultaneidad (aunque el tiempo se mida en escalas diferentes), sucesión, asignación, implicación determinación, etc. Tales relaciones enlazan a los ejes conforma red.

Otro ejemplo de fenómeno con pluralidad ontológica es la macroevolución, proceso que puede ser relatado bajo diferentes ópticas. Enfoques centrados en «genes», «células», «organismos», «demes», «avatares», «especies» y «clados», entre otros, pueden actuar como ejes descriptores de la especiación. También hay procesos sincrónicos de los que se puede predicar el pluralismo ontológico, por ejemplo, la ubicación sobre el globo terráqueo, de las diferentes entidades coexistentes reconocidas por la ecología.

V.3. LAS REDES MULTINIVEL

En nuestras redes las identidades están representadas por nodos, cada uno de ellos posee dos coordenadas una correspondiente a su descriptor y nivel y otra marca su ubicación temporal sobre un proceso de genidentidad. Las relaciones entre los nodos deben determinarse empíricamente. Un ejemplo se presenta en la figura 1.

Para cada proceso con genidentidad existen una serie de ejes descriptores -que lo ubican en múltiples niveles- y un conjunto de relaciones inter-descriptores. Frecuentemente los niveles están integrados por varios descriptores, cada uno destaca con una ontología particular, cuyos términos sirven de polos a las relaciones con otros descriptores. La imagen es la de una serie de ejes «paralelos» (ramas) cada uno con sus propios nodos desde los cuales emanan relaciones hacia otros nodos sobre otros ejes.

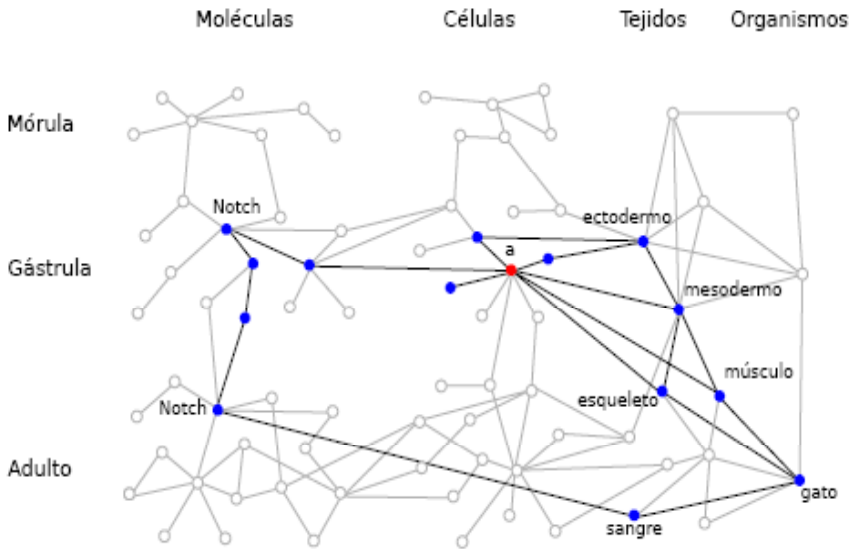


Figura 1. Ejemplo de una red multinivel. Una célula (a) del mesodermo, interactúa con las células vecinas. Dicha célula, surgió de células del ectodermo y dará lugar al músculo y esqueleto de la pata de un gato. La célula del mesodermo va a migrar y sólo después de esto va a expresar de forma oscilatoria varios grupos de genes, incluida la vía de señalización Notch (proteína receptora involucrada también en la génesis del tejido sanguíneo del adulto).

A diferencia de una jerarquía simple, en la red cada par de nodos puede relacionarse por más de una ruta, y no todas las descripciones se actualizan en un determinado modelo. Los diversos modelos más bien constituyen descripciones parciales que se construyen en función del caso, pudiéndose ampliar o modificar en todo momento. Nuestra visión no es la un sistema monolítico consistente, sino una urdimbre más o menos laxa que admite la existencia regiones que, tomadas conjuntamente, pueden entrar en conflicto. Una metáfora útil es considerar a las diferentes regiones de la red como memes que se encienden y se apagan, no todos están encendidos todo el tiempo y diferentes estrategias metodológicas nos permiten observar diferentes memes, por lo que podemos tener visiones alternativas de diferentes historias.

VI. CONCLUSIONES

La red consta de diversas jerarquías u órdenes que sirven de descriptores de procesos con genitudinalidad y pluralismo ontológico. De este modo, conviene concebirlas como ramas en crecimiento que pueden dividirse y reunirse

(anastomosis) de múltiples maneras. Cada rama describe un proceso desde la óptica una determinada genidentidad y nivel. De esta manera:

(i) Se proporciona la posibilidad de contar con múltiples jerarquías para los múltiples dominios de la biología.

(ii) No hay problema en admitir que ni la lista de niveles ni los niveles mismos poseen límites indubitables y fijos, pues la urdimbre que conforma la red posee nodos cuya robustez cambia a lo largo del tiempo que incluso, pueden admitirse como objetos *fuzzy*, sin límites precisos.

(iii) Las simbiosis se modelizan como múltiples tipos de fusiones de ramas.

(iv) La separación permite que ramas divergentes con origen común marquen cosas distintas en las correspondientes jerarquías (aunque se denominen con la misma voz). Recuperar las variaciones reales entre las especies o incluso organismos, exige postular variaciones reales entre las jerarquías que los contienen y no hay por qué esperar que todas contenga el mismo orden o que existan correspondencias obvias. Una vez separadas las ramas adquieren sus propias historias.

(v) El modelo de ramas potencialmente divergentes o convergentes, lejos de impedir la unificación, la asegura.

(vi) La temporalidad no está excluida. Por el contrario, el tiempo es un factor estructurador en cada uno de los órdenes jerárquicos de las diferentes ramas, a la vez que la simultaneidad asegura la existencia de vínculos entre ramas.

(vii) Dado que el significado de los términos científicos, es relativo al contexto relacional en que aparecen, aceptar que el significado de un término puede depender del significado de otro ubicado en un nivel superior dentro de la escala jerárquica, resta importancia al reduccionismo extremo, pues aunque pueda postularse cierta primacía ontológica de los niveles inferiores, ya no se sigue necesariamente una primacía epistemológica.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AHL, V. y T. F. H. ALLEN, *Hierarchy Theory. A Vision, Vocabulary and Epistemology*. Nueva York: Columbia University Press, 1996.
- ALLEN T. F. H. y T. W. HOEKSTRA, *Towards a unified ecology*. New York: Columbia University Press, 1992.
- AMUNDSON, R., *The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought*. Cambridge: Cambridge U.P. 2005.
- BERTALANFFY, L. von, «The history and status of general systems theory», *The Academy of Management Journal* XV (1972), pp. 407-426.
- BURIAN, R., «On Conflicts Between Genetic and Developmental Viewpoints and their Resolution in Molecular Biology» en M. L. Dalla Chiara, K. Doets, D. Mundici, y J. van Benthem, J. (eds.), *Structure and Norms in Science*, Dordrecht: Kluwer, 1997, pp. 243-264.
- CALLEBAUT, W., «The Ubiquity of Modularity» en W Callebaut y D. Rasskin-Gutman, (eds.), *Modularity: understanding the development and evolution of natural complex systems*. Cambridge, MA: MIT Press, 2005, pp. 3-28.
- CAMPBELL, D. T., «Downward Causation» en F.J. Ayala y T. Dobzhansky (eds.), *Studies in the Philosophy of Biology*, Berkeley: University of California Press 1974, pp. 179-186.
- CHRISTOPHER, S., «Lo que no es la complejidad» en J. Flores Valdés, y G. Martínez Mekler, (Comp.), *Encuentros con la complejidad*. México: Cuadernos del Seminario de Problemas Científicos y Filosóficos de la UNAM y Siglo XXI, 2011, pp. 13-47.
- CURTIS, H., S. BARNES y A. SCHNEK, *Biología*, 7ª. ed. Buenos Aires: Editorial Médica Panamericana, 2006.
- CURTIS, J. T. y R. P. MACINTOSH, «An Upland Forest Continuum in the Prairie-Forest Border Region of Wisconsin» *Ecology*, XXXII (1951), pp.476-496.
- ELDREDGE, N., «Hierarchies and the Sloshing Bucket: Toward the Unification of Evolutionary Biology», *EvoEdu Outreach*, I (2008), pp.10-15.
- _____, *Unfinished Synthesis. Biological Hierarchies and Modern Evolutionary Thought*. New York: Oxford University Press, 1985.
- EMMECHE, C., S. KØPPE y F. STJERNFELT, «Explaining Emergence: 'Towards an Ontology of Levels'» *Journal for General Philosophy of Science*, XXVIII (1997), pp. 83-119.
- EMMECHE, C., F. STJERNFELT y S. KØPPE, «Levels, Emergence, and Three Versions of Downward Causation», en P. B Andersen, C. Emmeche, N. O. Finnemann, y P. V. Christiansen, (eds.), *Downward Causation. Minds, Bodies and Matter*. Aarhus: Aarhus University Press. 2000, pp. 13-34.
- FUTUYMA, D., *Evolutionary Biology*, 3ª. ed., Sunderland, MA: Sinauer Associate 1997.
- GOULD, S. J., «Might We Fit inside a Sponge's Cell» en S. J. Gould, *The Panda's Thumb: More Reflections in Natural History*, New York: W. W. Norton & Company, 1980, pp. 245-258.

- GRENE, M., «Hierarchies in Biology» *American Scientist* LXXV (1987), pp. 504-510.
- HALDANE, J. B. S., «Time in Biology» *Science Progress*, CLXXV (1956), pp. 385-402.
- HUANG, S., «The molecular and mathematical basis of Waddington's epigenetic landscape: A framework for post-Darwinian biology?» *BioEssays*, XXXIV (2011), pp. 149-57.
- KLIMOVSKY, G., *Las desventuras del conocimiento científico*. Buenos Aires: AZ Editora,
- KRUSKAL, J. «Multidimensional scaling by optimizing goodness of fit to a nonmetric hypothesis» *Psychometrika*, XXIX (1964 a), pp. 1-28
- KRUSKAL, J., «Nonmetric multidimensional scaling: A numerical method» *Psychometrika*, XXIX (1964 b), pp. 115-129.
- LAMBERT, D., «Population Genetics and the 'Third View' of Evolution» *Tuatara* XXVII (1984), pp.121-126.
- LAUBICHLER M. y J. MAIENSCHIN, «Embryos, Cells, and Organisms: Reflections on the History of Evolutionary Developmental Biology» en R. Sansom y R. Brandon, (eds.), *Integrating Evolution and Development*, Cambridge MA: MIT Press 2007, pp. 1-24.
- MacMAHON, J. A., D. J. SCHIMPF, J. C. ANDERSEN, K. G. SMITH, y R. L. BAYN Jr., «Levels of biological organization: an organism-centered approach» *Bioscience*, XXVIII (1978), pp. 700-704.
- MARTINEZ, M. y A. MOYA, «Natural Selection and Multi-level Causation» *Philosophy & Theory in Biology* III (2011), e:202.
- MAYNARD SMITH, J. y E. SZATHMÁRY, *The Major Transitions in Evolution*. Oxford, UK: Oxford University Press 1997.
- MAZZOCCHI, F., «Complexity in biology. Exceeding the limits of reductionism and determinism using complexity theory» *EMBO Rep* IX (2008), pp.10-14.
- MÉNDEZ GRANADOS, D., *Paisajes conceptuales de la herencia biológica entre 1865 y 1902: reconstrucción y ordenamiento de teorías de la herencia*. (Tesis doctoral) México: UAM-Iztapalapa, División de Ciencias Sociales y Humanidades, 2006.
- MÉNDEZ, D. y M. CASANUEVA, «Representación de dominios teóricos mediante retículos: el dominio de la herencia biológica durante el periodo 1865-1902 *Ágora, Papeles de filosofía*, XXXI (2012), pp. 109-141.
- MOSS, L., «Deconstructing the gene and reconstructing molecular developmental systems» en S. Oyama P.E. Griffiths y R. D. Gray (eds.), *Cycles of Contingency: Developmental Systems and Evolution*. Cambridge, MA: MIT Press. 2001, pp. 85-97.
- MULLER, G., «Six memos for Evo-Devo» en M. Laubichler y J. Maienschein (eds.), *From Embriology to Evo-Devo*, Cambridge MA: MIT Press. 2007 pp. 459-524.
- MÜLLER, G. B. y A. STUART NEWMAN, «Origination of Organismal Form: The Forgotten Cause in Evolutionary Theory», en G. B. Müller y Stuart A. Newman (eds.), *Origination of Organismal Form: Beyond the Gene in Developmental and Evolutionary Biology*. Cambridge MA: MIT press 2003, pp. 3-10.

- MÜLLER, G. B. y G. P. WAGNER, «Homology, Hox genes and developmental integration» *Amer. Zool* XXXVI (1996), pp. 4-13.
- NOBLE, D. *The Music of Life: Biology Beyond Genes*, Oxford: Oxford University Press, 2006.
- NOVIKOFF, A. «The concept of integrative levels and biology». *Science*. CI, (1945), pp. 209-215.
- OLTVAI, N. y A. László Barabási, «Life's Complexity Pyramid» *Science* CCXCVIII (2002), pp. 763-764.
- PATTEE, H. H. (ed.) *Hierarchy theory: the challenge or complex systems*. New York: George Braziller, 1973.
- SALTHER, S. N., «Summary of the principles of hierarchy theory» *General Systems Bulletin*, XXXI (2002), pp. 13-17.
- TER BRAAK, C. J., «Ordination» en R. H. G Jongman, C. J. F. ter Braak y O. F. R van Tongeren (eds.), *Data Analysis in Community and Landscape Ecology*, Cambridge, MA: Cambridge University Press, 1995, pp. 91-168.
- THAGARD, P. *Conceptual Revolutions*. Princeton: Princeton University Press, 1992.
- VALENTINE, J. W. *Evolutionary Paleocology of the Marine Biosphere*. Nueva York: Prentice-Hall, 1973.
- WEISS, P A., «Perspectives in the field of morphogenesis» *Quart. Rev. Biol.* XXV (1950), pp. 177-198.
- WEISS, P A., «The basic concept of hierarchic systems», en P. Weiss (ed.), *Hierarchically Organized Systems in Theory and Practice*. Nueva York: Hafner 1971.
- WHITTAKER, R. H. «Vegetation of the Great Smoky Mountains» *Ecological Monographs*, XXVI (1956), pp. 1-80.
- WHYTE, L. L., A. G. WILSON y D. WILSON, (eds.), *Hierarchical Structures*. New York: Am. Elsevier, 1969.

MARIO CASANUEVA es profesor en el Departamento de Humanidades, Universidad Autónoma Metropolitana-Cuajimalpa, México, D.F

Líneas de investigación:

Historia y filosofía de la biología, Lógicas diagramáticas, y Transmisión visual del conocimiento.

Publicaciones recientes:

CASANUEVA, M. «A Structuralist Reconstrucion of the Mechanism of Natural Selection Theory, and Graph Formats» en J. Martínez Contreras y A. Ponce de León (Eds.), *Darwin's Evolving Legacy*, México: Siglo XXI, 2011 pp. 177-192.

CASANUEVA, M. y D. MÉNDEZ, «Los grafos (redes) representacionales y sus posibles dinámicas» en J. L. Peris-Viñe (ed.), *Filosofía de la Ciencia en Iberoamericana: Metateoría Estructural*, Madrid: Tecnos, 2012, pp. 485-516.

Correo electrónico: mario.casanueva@gmail.com

GUILLERMO FOLGUERA pertenece al Grupo de Filosofía de la Biología. Facultad de Filosofía y Letras/Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. CONICET-Argentina.

Líneas de investigación:

Historia y filosofía de la biología y Jerarquías en evolución, ecología y biología del desarrollo.

Publicaciones recientes:

FOLGUERA, G. *Filosofía de La Biología: Análisis crítico de las jerarquías en la teoría de la evolución*, Buenos Aires, Editorial Académica Española, 2011

FOLGUERA, G. «Enfoques y desenfoques de los programas de investigación de la biología evolutiva del desarrollo» *Ludus Vitalis* XIX (2011), pp. 325-337.

Correo electrónico: guillefolguera@yahoo.com.ar

MARIANA PEIMBERT es miembro del Departamento de Ciencias Naturales, Universidad Autónoma Metropolitana-Cuajimalpa, México, D.F.

Líneas de investigación:

Evolución de proteínas, Ingeniería de proteínas y Microbiología ambiental.

Publicaciones recientes:

PEIMBERT, M., L.D. ALCARAZ, G. BONILLA-ROSSO, G. OLMEDO-ÁLVAREZ, F. GARCÍA-OLIVA, L. SEGOVIA, L. E. EGUIARTE y V. SOUZA, «Comparative metagenomics of two microbial mats at Cuatro Ciénegas Basin I: ancient lessons on how to cope with an environment under severe nutrient stress» *Astrobiology*. VII (2012), pp. 648-658.

CAMARILLO-CADENA, M., G. GARZA-RAMOS, M. PEIMBERT, J. POLAINA, G. PÉREZ-HERNÁNDEZ Y R. A. ZUBILLAGA, «Additive effect of single amino acid replacements on the kinetic stability of β -glucosidase» *B. Protein J.* VII, (2012) pp.615-622.

Correo electrónico: marianapeimbert@gmail.com

La funcionalidad, si existe, no deriva de un propósito. Una argumentación desde la biomorfodinámica y la evo-devo

*Functions do not derive from a purpose.
An argument from biomorphodynamics and evo-devo*

MIQUEL DE RENZI

*Instituto Cavanilles de Biodiversidad y Biología Evolutiva.
Universitat de València (España)*

Recibido: 15-1-2013

Aprobado definitivamente: 1-2-2013

RESUMEN

La noción de propósito es inherente a la finalidad (adaptación, función) si se toma ésta como causa principal de las estructuras orgánicas. Éstas surgen a través del desarrollo, que tiene una causalidad propia, sin propósito con respecto al organismo adulto. El desarrollo está canalizado y sujeto a limitaciones (*constraints*); por ello, no se alcanzan óptimos adaptativos en general. Sobre tales posibilidades limitadas en variabilidad actúa la selección natural; la modularidad permite combinar selectivamente aspectos independientes, pero siempre dentro de limitaciones. Pueden surgir estructuras no funcionales que llegarán –o no– a constituir exaptaciones, que serán el paso previo a toda adaptación.

PALABRAS-CLAVE

ADAPTACIONISMO, EXAPTACIÓN, CANALIZACIÓN,
LIMITACIÓN DE DESARROLLO, MODULARIDAD