

CONTEXTO, ESTADO ACTUAL Y REPLANTEO DEL DEBATE *INTERNALISMO VS. EXTERNALISMO* EN LAS TEORÍAS DE LA EVOLUCIÓN BIOLÓGICA^{1, 2}

CONTEXT, STATE OF THE ART AND REFORMULATION OF THE *INTERNALISM VS. EXTERNALISM* DEBATE IN THE THEORIES OF BIOLOGICAL EVOLUTION

Eugenio Andrade^{3, 4}

RESUMEN

En este artículo examino el debate entre las perspectivas *externalistas* e *internalistas* en las teorías de la evolución y explicaré el estado actual de la misma, para esbozar un marco ontológico que supera esta dualidad y es congruente con la teoría de sistemas en desarrollo (TSD) de Oyama. Enmarcare la discusión destacando el legado de Lamarck como precursor de la auto-organización (AO) y el *internalismo*, en contraposición a Darwin promotor del *externalismo* con la formulación del principio de selección natural (SN) como el factor prevalente y más importante de la evolución. Mostraré el resurgir del internalismo en el siglo XX con la termodinámica de sistemas lejos del equilibrio y la formulación de teorías epigenéticas compatibles con la idea de AO, dentro del cual la “selección orgánica” de Baldwin y la “selección interna” de Whyte, que explican la reconfiguración de relaciones internas y externas, recobran significación valiosa. Con miras a develar las relaciones entre AO y SN, examinaré la debilidad del *externalismo* de Darwin, en cuanto se fundamenta en la extrapolación de la selección artificial de razas domésticas, a la generación de especies por SN. Para ello me fundamentaré en la idea de las especies como individuos, la cual permite equiparar las etapas de especiación propuestas por Flegel con las etapas caracterizadas por Salthe para todo sistema en desarrollo: i) juvenil o de plasticidad, ii) madurez o de constreñimientos estructurales positivos, y iii) senectud o de constreñimientos negativos. En este modelo la SN queda enmarcada dentro de un proceso más general de AO donde convergen las explicaciones genéticas, y de construcción de nicho. Mientras que la AO estimula la emergencia de novedades que son sometidas al escrutinio de la SN, la SN potencia la evolución favoreciendo las formas suficientemente plásticas como para explorar nuevas configuraciones por AO. Planteo que la dicotomía internalismo/externalismo se supera por medio de una ontología que concibe los organismos como sistemas organizados a múltiples niveles

1 Recibido: 29 de abril de 2015. Aceptado: 11 de junio de 2015.

2 Este artículo se debe citar como: Andrade, Eugenio. “Contexto, estado actual y replanteo del debate “internalismo vs externalismo” en las teorías de la evolución biológica”. *Rev. Colomb. Filos. Cienc.* 15.30 (2015): 39-79.

3 Profesor Titular, Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia. Correo: leandrdep@unal.edu.co.

4 Bogotá, Colombia.

(metabólico, fisiológico, ontogénico, conductual y de interacción social) en el que cada uno está permanentemente ajustándose y por tanto las variaciones poblacionales no obedecen exclusivamente a variaciones genéticas azarosas, sino a la estabilización de vías epigenéticas, mediante la adopción de estados internos accesibles. Esta ontología pone de relieve una dimensión semiótica si consideramos que todos los sistemas vivientes a diferentes escalas interpretan las perturbaciones físicas del entorno local como señales conducentes a la adopción de ajustes restrictivos internos y de las consiguientes acciones proyectadas hacia el exterior.

Palabras clave: auto-organización (AO), selección natural (SN), internalismo, externalismo, lamarckismo, darwinismo.

ABSTRACT

I will revisit the debate that opposes externalist against internalist standpoints in evolutionary biology in order to present the state of the art, and sketch an ontological framework that goes beyond this duality, and is congruent with Oyama's Developmental systems theory (DST). I contextualize the discussion by highlighting Lamarck's legacy as a forerunner of self-organization (SO) and internalist approaches, by contrast to Darwin the promotor of externalist explanation through the formulation of the principle of natural selection (NS) as the main and prevalent factor of evolution. I will show the rebirth of internalisms in the XXth century with far-from-equilibrium thermodynamics thermodynamics and the formulation of epigenetic theories compatible with the idea of SO, within which Baldwin's "organic selection" and Whyte's "internal selection" that explain the reconfiguration of internal and external relations, recuperate valuable significance. With the aim to uncover the relations between SO and NS, I will examine the weakness of Darwin's externalism to the extent that it is justified in the extrapolation of artificial breeding of domestic races, to the generation of species by NS. To do so I will base the argument in the idea of species as individuals that allows to equate the speciation stages described by Flegr with the stages proposed by Salthe applicable to every developmental system, known as i) young, plastic or unconstrained, ii) mature or positively constrained, and iii) senescent or negatively constrained. In this model NS is framed within a more general process of SO where genetic, epigenetic and niche construction explanations converge. While SO provokes the emergency of novelties that are to be submitted to NS scrutiny, NS potentiates evolution by retaining forms that are plastic enough to explore of new configurations by SO. I state that the externalist internalist divide will be surmounted by an ontology that conceives organisms as organized systems at multiple levels (metabolic, physiologic, ontogenic, behavioral and social interaction) in which every level is striving permanently to adjust, and thus variations in the population are not exclusively due to random genetic mutations, but instead to the stabilization of epigenetic paths by means of the adoption of accessible internal states. An ontology that highlights a semiotic dimension if it is considered that every living system at differing scales interpret the physical perturbations of their local environment as signals leading to the adoption of restrictive internal adjustments and the ensuing actions outwardly projected.

Key words: self-organization (SO), natural selection (NS), internalist and externalist perspectives, Lamarckism, Darwinism.

1. INTRODUCCIÓN

El conflicto entre Auto Organización (AO) y Selección Natural (SN) se remonta a la formulación del principio de inercia⁵ por Newton de acuerdo con el cual el estado intrínseco de la materia es la de ser inactiva o inerte, de manera que los cambios de su condición inercial de movimiento uniforme rectilíneo o de reposo se debe exclusivamente a fuerzas externas. Esta aseveración sobre la pasividad de la materia se convirtió en un prejuicio que ha retardado la aceptación plena de las teorías de la AO y epigenéticas como alternativas al neodarwinismo. Revisaré primero la contribución de Lamarck como precursor de la AO y del *internalismo* y, en segundo lugar, la de Darwin, que argumenta desde un *externalismo* centrado en la SN.

2. LA PERSPECTIVA INTERNALISTA: LAMARCK Y LA AUTO-ORGANIZACIÓN

La pasividad inherente a la materia fue cuestionada a lo largo del siglo XVIII por la Filosofía Natural Alemana y por naturalistas franceses que adhirieron a explicaciones basadas en “principios vitales” que aunque pensados como físicos o naturales, eran inexplicables mecánicamente y escapaban a toda medición experimental. Al despuntar el siglo XIX, Lamarck (1802) sugirió que las partículas aisladas de materia eran en efecto pasivas y se comportaban de acuerdo a la mecánica de Newton, pero señaló que esta explicación no se aplicaba a la materia organizada, puesto que ella posee un dinamismo intrínseco generado por acción de una fuerza vital que identificó con el fluido del calor y la electricidad. Los fluidos eran considerados como sustancias materiales sutiles que llenaban todo el espacio disponible entre las partículas atómicas de materia dura y eran los agentes causales que inducían y propagaban el movimiento. Lamarck (1802) sostuvo que la solidez de una teoría sobre la vida y su transformación debía fundamentarse en una explicación de la generación espontánea entendida como la ruptura de homogeneidad en un medio inorgánico que generaba y todavía sigue generando los organismos más simples (Fox Keller 2003). Es decir que los seres vivientes emergieron y todavía están emergiendo, se auto-organizan y tienden a desplegar una heterogeneidad y asimetría crecientes, mediante la acción combinada de fuerzas mecánicas

5 “Force is the causal principle of motion and rest and ... it is an external principle, which generates or destroys or in some way changes the motion impressed on anybody. ... Inertia is the internal force of a body, so that its state cannot be easily changed by an externally applied force” (Newton en *De gravitate et aequipondio fluidorum*, citado por Koyré, 1965 189).

newtonianas y las del calor y la electricidad (Burkhardt, 1995 151-157)⁶. Lamentablemente la búsqueda de principios organizadores fracasaron dado que la química de Lamarck fue refutada por Lavoisier quien demostró que el calor animal se debía a una reacción química con un componente del aire que denominó oxígeno, y posteriormente por la teoría mecánica del calor propuesta por William Thompson. Por esta razón la explicación basada en la AO fue dejada de lado, aunque la filosofía natural alemana del siglo XVIII la había considerado como una hipótesis de trabajo acertada que podría abordarse empíricamente mediante el estudio minucioso de la embriogénesis. Podemos afirmar sin embargo que la obsesión de Lamarck por encontrar una explicación física de la generación espontánea lo convirtió en un precursor de la auto-organización⁷. En efecto Lamarck pensó los organismos como sistemas materiales que se auto-organizan dotados de impulsos que con el movimiento aumentan su grado de organización neuronal, la cual constituye la base del “sentimiento interior”⁸, el instinto y la inteligencia. Razón por la cual Haeckel consideró a Lamarck como un monista materialista que rechazó enfáticamente la idea de una fuerza externa que organiza la materia para producir vida (Haeckel 1808 en Lamarck 1986), toda vez que había concebido la generación espontánea como un proceso inducido por el “tira y afloja” entre la fuerza atractiva gravitatoria y la dispersiva debida al calor. Hay que recordar que antes de Lavoisier la existencia de fluidos como la luz, calor y electricidad era aceptada.

La filosofía de Lamarck constituyó un desafío a la dicotomía cartesiana entre dos sustancias irreconciliables: materia y mente, esbozando en su contra

6 Il est certain qu'il existe dans tous les êtres dont je viens de faire mention, deux forces puissantes, très-distinctes, toujours en opposition entre elles, et se combattant mutuellement sans cesse, de manière que chacune d'elles détruit perpétuellement les effets que l'autre parvient à produire. (Lamarck 1802. Recherches sur les causes des principaux faits physiques 2 289).

7 «On peut dire qu'il se trouve entre les matières brutes et les corps vivants un hiatus immense qui ne permet pas de ranger sur une même ligne ces deux sortes de corps, ni d'entreprendre de les lier par aucune nuance.» ... «toutes les facultés [des êtres vivants], sans exception, sont complètement physiques, c'est-à-dire que chacune d'elles résulte essentiellement d'actes de l'organisation» (Lamarck 1809).

8 En su *Histoire Naturelle*, Lamarck (1815) define el «sentiment intérieur», de la siguiente manera: “no es una sensación, es un sentimiento muy oscuro, un todo infinitamente excitable compuesto de partes separadas e intercomunicadas, un todo que cualquier necesidad sentida puede excitar, y que una vez excitado actúa inmediatamente, y tiene el poder de hacer que el individuo actúe, en el mismo instante si es necesario. Así, el sentimiento interior reside en la unidad del sistema orgánico de sensaciones, y todas las partes de este sistema están ensambladas en un centro común (*foyer*). En este centro se produce la perturbación (emoción), que el sentimiento en cuestión puede experimentar, y allí reside también su poder de inducir acción. Todo lo que es necesario para que ello ocurra es que el sentimiento interior sea movido por cualquier necesidad, a partir de la cual pondrá inmediatamente en acción las partes necesarias que deben moverse para satisfacer tal necesidad. Esto ocurre sin que sea necesaria la intervención de ninguna de esas resoluciones que nosotros denominamos actos de voluntad”. Burkhardt, R. W. *The Spirit of System, Lamarck and Evolutionary Biology*, 145-146, 1977.

un materialismo monista en el que la realidad posee dos caras o modos de expresión íntimamente asociados, una externa que exhibe las propiedades mecánicas e inorgánicas y otra interna que constituye la sede de la organización y que, por tanto, hace posible la vida. La distinción entre los aspectos internos y externos de la materia ya había sido planteada por Gabriel Francisco Venel (1753), para quien las interacciones y afinidades químicas dejaban en segundo lugar a las fuerzas newtonianas, reclamando en consecuencia para la química un discurso propio por cuanto se enfocaba hacia el estudio del interior de la materia, mientras que la física estudiaba las exterioridades de la misma. Así las cosas, Venel consideraba que el estudio de la química o del interior de la materia debía conducir al entendimiento de la vida, pero pronto Lamarck se encargó de establecer la distinción entre química y biología. En efecto Lamarck (1802, 1809) sentó los fundamentos para una nueva ciencia; la biología al reconocer que a consecuencia de leyes físicas, la vida emergió y todavía sigue emergiendo a partir de la materia por generación espontánea⁹, y en consecuencia la explicación de los cuerpos vivos (materia organizada) no podía reducirse a las partículas indivisibles que la componen. La vida emergió como sistema organizado muy simple aunque dotado de un propósito o inclinación natural a dispersarse, transformarse y diferenciarse, aumentando el grado de organización interna.

Lamarck quiso ir más allá de la concepción newtoniana, postura manifiesta en la adopción de un determinismo blando que aceptaba la existencia de cambios accidentales en el medio ambiente. Lamarck propuso series de transformación paralelas que surgen a partir de generaciones espontaneas diferentes que de acuerdo a un “plan de la naturaleza” tiende a incrementar el grado de organización, dando lugar a la aparición secuencial de los animales no sensitivos, los sensibles y finalmente los inteligentes (Lamarck, [1809] 1986 126-128). Para Lamarck en condiciones físicas similares la generación espontánea debería dar lugar a formas similares, no obstante que mientras las formas más simples o inferiores estaban moldeadas principalmente por la acción directa de fuerzas mecánicas externas, los animales con mayor grado de organización que incluyen sistema nervioso y cerebro eran más hábiles para contrarrestar las fuerzas externas, de modo que el cuerpo se moldea por acomodaciones internas de sus partes inducidas por el hábito y el uso y desuso de las partes. Lamarck conectó hábilmente la determinación física que inevitablemente y de modo objetivo conduce a la vida organizada con la respuesta “subjetiva” en cuanto

9 Visión que sigue hoy en día inspirando a autores como Cristian de Duve. “Life was bound to arise under the prevailing conditions, and it will arise similarly wherever and whenever the same conditions obtain. There is hardly any room for ‘lucky accidents’ in the gradual, multistep process whereby life originated.... I view this universe [as] • made in such a way as to generate life and mind, bound to give birth to thinking beings” (de Duve 1995 xv, xviii).

obedece al “sentimiento interno” individual de los organismos ante los cambios accidentales (azarosos) que tienen lugar en el medio ambiente, mediante modificaciones de las relaciones internas mediadas por los fluidos a nivel fisiológico, y de las relaciones externas a nivel del cambio de hábito (conducta, comportamiento). Ahí reside la grandeza de su intuición y la coherencia de su visión sistémica, no suficientemente entendida. Lamentablemente lo que más se ha divulgado de la obra de Lamarck fue la aceptación de la herencia de las características adquiridas, idea que él no formuló y que fuera recuperada con mayor destalle por Darwin. Lamarck fue un defensor de una perspectiva internalista para explicar la transformación (desarrollo y evolución), y se acercó al evolucionismo moderno al aceptar la existencia de ramificaciones evolutivas debidas a la modificación de los hábitos inducida por modificaciones accidentales en el medio ambiente. Lamentablemente, el hecho de haberse alejado del esquema newtoniano, dio pie al error histórico que lo considera en contra de todo su proyecto, como un impulsor de un vitalismo desgastado que buscaba explicaciones recurriendo a sustancias no físicas.

3. EL EXTERNALISMO DARWINIANO Y LA SELECCIÓN NATURAL

Con el surgimiento del darwinismo, la selección natural (SN) fue concebida como la fuerza que explica y da forma a la diversidad de organismos existentes, sin necesidad de recurrir a principios organizadores cuya naturaleza física aún no se entendía. Poco a poco a partir de Darwin la SN se va a convertir con la síntesis moderna en 1948, en la explicación científica de mayor aceptación por proporcionar una explicación naturalista de la evolución de la vida, sin necesidad de recurrir a teorías físicas sobre la estructura interna de la materia. Para el neodarwinismo el nivel reductivo último era el gen, así todavía no se conociera su estructura química, ni el modo de funcionamiento. Para Mayr (2004, 2006) la SN es un principio exclusivo que rige a los seres vivos que justificaba la autonomía disciplinar de la biología. La interpretación de la SN en términos compatibles con la física (termodinámica de sistemas auto-organizantes) es apenas un tema que se va a discutir a partir de la última década del siglo XX.

La razón por la preferencia externalista de Darwin debe examinarse, puesto que él por ejemplo creía que la vida se había originado por generación espontánea al menos una vez, en un pasado distante, es decir por AO¹⁰. Además

10 "It is often said that all the conditions for the first production of a living organism are now present, which could have been present. But if (and oh! what a big if!) we could conceive in some warm little pond, with all sorts of ammonia and phosphoric salts, light, heat, electricity, etc., present, that a protein compound was chemically formed ready to undergo still more complex changes, at the present day such matter would be instantly devoured or absorbed, which would not have been the case before living creatures were formed." (Darwin 1859).

Darwin se aproximó a una interpretación del proceso de desarrollo como fundamento de la evolución¹¹. Darwin estuvo muy cerca de aceptar la ley de la recapitulación de Meckel-Serres o la doctrina que sostiene que los organismos en su ontogenia transcurren por estados semejantes a los estados por los cuales pasaron sus ancestros remotos a lo largo de la evolución (Richards 1992, Darwin 1838 1838-1844 y 1859), y en consecuencia intentó dar una explicación embriológica de la evolución. Pero, influido por el planteamiento de Karl von Baer rechazó la recapitulación y en cambio utilizó la ley de la semejanza embrionaria como argumento en favor de la existencia de ancestros comunes. No obstante validó el establecimiento de analogías entre desarrollo y evolución que como veremos, tiene consecuencias para la discusión de hoy en día sobre las relaciones entre AO y SN. Igualmente Darwin reconoció la existencia de variaciones dirigidas por causa de la modificación de los hábitos mediante el uso y desuso, se preguntó sobre si los instintos eran aprendidos y trató de explicar la influencia de las acciones de los organismos sobre la herencia en su conocida hipótesis provisional¹² de la pangénesis (Darwin 1883). Más aún, Darwin consideró que los organismos poseían facultades mentales que se manifestaban es su capacidad de responder a las circunstancias externas tal como lo explico *in extenso* en los capítulos 3 y 4 de *Descent of Man and Selection in Relation to Sex* (Darwin, 1874).

Explicar como lo hizo Darwin, la unidad de tipo morfológico por la existencia de ancestros comunes, no descarta *per se* la existencia de factores físicos que inciden en la morfogénesis y dan cuenta de las semejanzas entre embriones. Por ejemplo, la alta restricción estructural del estado filotípico¹³ explicada hoy en día por factores físicos y genéticos, permite no obstante divergencias de alta magnitud como las que caracterizan a las distintas clases de vertebrados (Martinez & Andrade 2014). Los constreñimientos no enrarecen el potencial evolutivo, sino que facilitan su actualización en direcciones de cambio preferente (Wimsatt & Schank 1988; West-Eberhard 1989; Amundson 1994; Wagner & Draghi 2010). Para Darwin la SN explica los alejamientos del *Bauplan*, pero también considera que el *Bauplan* representaba una adaptación funcional presente en un ancestro común y que fue seleccionada en un pasado remoto por su adaptación a las condiciones

11 “From birth onwards a series of structural modifications are incorporated into the germ and at a certain time when the organization is still flexible (childhood) such modifications became fixed as if they had been added onto old individuals during thousands of centuries” (Darwin 1838, p: 84), (Richards 1992 117-118).

12 “Hypothesis may often be of service to science, when they involve a certain proportion of incompleteness, and even of error” (Whewell citado por Darwin 1868).

13 Slack (2003 309) define “estado filotípico” como un estadio del desarrollo en el cual todos los miembros de un phylum lucen igual.

entonces existentes. Este argumento muestra claramente su viraje del estructuralismo internalista al funcionalismo externalista que en lugar de alejar la biología del mecanicismo, la acercaba.

Siguiendo a Gould (2002 116-125) y Depew y Weber (1995 113-139) la razón principal que indujo a Darwin a preferir la perspectiva externalista que privilegió la SN en desmedro de la AO, fue la influencia de las concepción mecánica de la naturaleza heredada de Newton. Si asumimos que la materia es pasiva, la emergencia de la vida requería de una acción divina, tal como argumentó Newton en las preguntas planteadas en el tratado de *Óptica* (1706) y posteriormente Paley en la *Teología natural* (1802). La estrategia de Darwin fue proponer que las especies no fueron creadas en un pasado remoto en el estado en que las vemos hoy en día sino que su aparición, diseño y adaptación se debe a causas y leyes como las que regulan el nacimiento y muerte de los organismos. Es decir, lo importante era investigar las causas eficientes inmediatas y las leyes naturales impuestas por Dios, que explican el diseño y adaptación de los seres vivos¹⁴.

Por tanto, al proponer que la SN se podía entender como la causa secundaria o causa mecánica inmediata, dejando a Dios como la causa primera inexplicable, Darwin se aliaba con los críticos de la teología natural de William Paley (Hale 2011) a la vez que daba un paso en la búsqueda de una explicación naturalista y racional de la evolución. Darwin defendió la evolución por SN en contra del diseño divino, pero consideró aceptables la propuestas teológicas alternativas como la de Carl Kingsley (Hale 2011) que se basaban en la universalidad de las leyes naturales que Dios había impreso a la materia. A lo largo del siglo XIX y gran parte del XX, se pensaba que si no existían fuerzas externas organizadoras, no habrían seres vivos, puesto que la física no daba claves sobre cómo podría originarse el orden a partir del azar¹⁵. Por esta razón no es de extrañar que la ley de SN se intentara equiparar en estatus a la ley de gravedad universal de Newton. Pero, ¿cómo una ley inspirada en la economía malthusiana podía ser elevada a tan alto rango? De acuerdo a Depew y Weber (1995), Adam Smith propuso que las leyes de la economía son compatibles con las de la naturaleza, razón por la cual Darwin adhirió a la idea externalista de la “mano invisible” que equilibra la oferta y la demanda,

14 “Authors of the highest eminence seem to be fully satisfied with the view that each species has been independently created. To my mind it accords better with what we know of the laws impressed on matter by the Creator, that the production and extinction of the past and present inhabitants of the world should have been due to secondary causes, like those determining the birth and death of the individual” (Darwin 1859 402).

15 Escribe Kauffman sobre este punto. “Since Darwin, we turn to a single, singular force, Natural Selection, which we might well capitalize as though it were the new deity. Random variation, selection-sifting. Without it, we reason, there would be nothing but incoherent disorder”. (Kauffman 1995).

fijando los precios del mercado donde cada cual hace todo su esfuerzo por maximizar el beneficio individual.

La teoría de la SN fue formulada en una época en que se ignoraba la estructura y dinámica interna de los organismos, es una teoría contemporánea con la teoría celular y anterior a la aceptación de la teoría química enzimática y las leyes de la herencia de Mendel. No obstante se proclamó que la ley de SN, independientemente de que tan cruel y sangrienta pueda ser, conduce a mejoramientos adaptativos, al equilibrio y armonía en las producciones de la naturaleza. A fines del siglo XIX, la SN se veía enfrentada a explicaciones neolamarckianas que no la consideraban una ley en sí misma, sino como el resultado de una complejidad de procesos y factores que dan lugar a una reproducción diferencial de los linajes, por ejemplo Packard al estudiar la pérdida de los ojos en animales en las cuevas de norte américa identificó los diferentes factores actuantes en este caso¹⁶. No obstante en el siglo XX el neodarwinismo y la síntesis moderna centrarán su discurso en la SN como la agencia causal eficiente y prioritaria.

Darwin consideraba que además de la influencia del mecanicismo, había una base empírica sólida para justificar el punto de vista externalista, la cual provenía de la práctica de la selección artificial de razas domésticas. La experiencia había mostrado que mediante cruzamientos dirigidos en pocas generaciones se obtenían nuevas razas. Para Darwin esta observación era prueba del poder de la selección dirigida desde afuera, por un seleccionador externo que se constituía en el factor determinante de la obtención y formación de una diversidad de razas¹⁷. Para poder extrapolar este fenómeno a la naturaleza, Darwin se preguntó, ¿cómo trabaja la naturaleza, si nadie está controlando los cruces de los organismos para que después de muchas generaciones ya no solamente se produzcan razas nuevas, sino comunidades de descendencia independientes, o sea especies nuevas? Era difícil explicar cómo operaba la selección en la naturaleza. Era obvio que los ganaderos y agricultores seleccionan sus productos de acuerdo con lo que proporciona un mayor

16 "1. Change in environment from light, even partial, to twilight or total darkness, and involving diminution of food, and compensation for the loss of certain organs by the hypertrophy of others. "2. Disuse of certain organs. "3. Adaptation, enabling the more plastic forms to survive and perpetuate their stock. "4. Isolation, preventing intercrossing with out-of-door forms, thus insuring the permanency of the new varieties, species, or genera. "5. Heredity, operating to secure for the future the permanence of the newly originated forms as long as the physical conditions remain the same". "Natural selection perhaps expresses the total result of the working of these five factors rather than being an efficient cause in itself, or at least constitutes the last term in a series of causes. Hence Lamarckism in a modern form, or as we have termed it, Neolamarckism, seems to us to be nearer the truth than Darwinism proper or natural selection." (Packard 1901 339).

17 "I came to the conclusion that selection was the principle of change from the study of domesticated productions; and then, reading Malthus, I saw at once how to apply this principle." (Darwin 1859 letter to ARW).

rendimiento en el mercado, ¿pero en la naturaleza, quién y con qué criterio selecciona? La dificultad se puede plantear de esta manera. Si el cruzamiento artificial es dirigido, por contraposición a los cruzamientos en la naturaleza que ocurren al azar, entonces ¿cómo aparecieron las nuevas especies? Darwin encontró la respuesta a este problema en el ensayo de Malthus sobre la población. Como resultado del crecimiento geométrico de la población, los recursos disponibles de alimento que crecen aritméticamente tienden a agotarse, hecho que genera una lucha por la supervivencia que asegura que el fuerte triunfe y el débil perezca.

Sin embargo en este punto Ruse (1975) ha planteado que fue al contrario, es decir que a pesar de lo que dice la cita (17) del pie de página, Darwin reinterpretó los cruces artificiales después de descubrir la SN. La validación de la perspectiva externalista fundada en los cruces dirigidos nos remite de nuevo al compromiso de Darwin con el newtonianismo. Más adelante mostraré cómo el hecho de centrarse en la selección de animales domésticos (plásticos) lo llevo a exagerar el énfasis en la SN y a subestimar que en los animales silvestres (rígidos) los constreñimientos estructurales juegan un papel positivo fundamental. En otras palabras los poderes de la SN que aprovechan la maleabilidad estructural interna, plástica, capacidad de respuesta en especies jóvenes (animales domésticos), choca con la rigidez de las especies más o menos constreñidas (animales silvestres). Lamentablemente, estos debates condujeron a que entre más peso se le atribuyera a la SN, menos atención se le prestaba al problema del origen de las variaciones evolutivas y a la emergencia de sistemas organizados. En otras palabras la variabilidad quedó subordinada en importancia a la SN¹⁸. En consecuencia el hábito en cuanto causa de las variaciones pasó a un segundo lugar en relación a la SN. No obstante hay que tener en cuenta que Darwin dedicó tres capítulos en *The origin of Species* (1, 2 y 5) a la búsqueda de las leyes de la variación y en *Variations of Animals and Plants Under Domestication* cinco (del XXII al XXVI) a este problema. Sin duda para Darwin este era un asunto relevante y complejo. El problema sustantivo se puede expresar de la siguiente manera: si las variaciones están influenciadas directamente por factores ambientales e indirectamente por la reacción de los organismos a estos factores, entonces deberían estar asociadas

18 "If our architect succeeded in rearing a noble edifice, using the rough wedge-shaped fragments for the arches, the longer stones for the lintels, and so forth, we should admire his skill even in a higher degree than if he had used stones shaped for the purpose. So it is with selection, whether applied by man or by nature; for though variability is indispensably necessary, yet, when we look at some highly complex and excellently adapted organism, variability sinks to a quite subordinate position in importance in comparison with selection, in the same manner as the shape of each fragment used by our supposed architect is unimportant in comparison with his skill", (Darwin [1883] 1894 236).

a la constitución física y a la organización interna de los organismos. A finales del siglo XIX este problema era intratable en el terreno experimental.

La gloria de la SN hizo que para sus seguidores, Darwin se convirtiera en el Newton de la biología, hecho que pone en evidencia que la revolución científica apenas estaba a medio camino, puesto que al aceptar que las formas de vida se explican preferentemente por factores externos, aplazaba la apertura de la “caja negra” que nos revelaría los procesos celulares y moleculares al interior de los organismos. Después de la formulación de la teoría celular por Virchow, Darwin (1868) modificó sus puntos de vista y postuló que las células y los tejidos se reproducen por sí mismos, es decir que el organismo no se reproduce como un todo, sino que cada parte produce “gémulas” (semillitas o celulitas) que reproducen la parte en la nueva generación. De acuerdo a esta idea las “gémulas” reproductivas podían modificarse por medio del cambio de hábitos, y el uso y desuso de los órganos en respuesta a desafíos ambientales, explicando de este modo la transmisión de la modificación por herencia a la siguiente generación. Si la herencia se debe a la existencia de partículas modificables por influencias ambientales y por el hábito (uso y desuso), quiere decir que vehiculan fuerzas de naturaleza física. La hipótesis provisional de la pangénesis formulada por Darwin (1868) de modo expreso y explícito sustentaba que la SN no era la única fuerza formativa. La preocupación de Darwin acerca de en qué medida esta hipótesis retaba el estatus de la SN ha sido referida como una curiosidad histórica que no necesariamente pone en entredicho la primacía de la SN. Pero las preocupaciones de Darwin al respecto eran bastante serias^{19,20}. Darwin mantuvo una cercanía a la perspectiva internalista, creyendo que algunas variaciones se producían como consecuencia de la interacción entre los organismos y el medio ambiente. Pero el darwinismo como escuela se mantuvo obstinadamente en el externalismo.

3.1. La consolidación de la perspectiva externalista o el neo-darwinismo

Darwin hizo un paralelo entre individuos y especies (Darwin 1838 en Richards 1992), señalando que estas últimas presentan un nacimiento, desa-

19 I hardly know why I am a little sorry, but my present work is leading me to believe rather more in the direct action of physical conditions.—I presume I regret it, because it lessens the glory of Natural selection ... (Darwin 1862).

20 "In my opinion, the greatest error which I have committed has been not allowing sufficient weight to the direct action of the environments, i.e., food, climate, &c., independently of natural selection... When I wrote the 'Origin,' and for some years afterwards, I could find little good evidence of the direct action of the environment; now there is a large body of evidence, and your case of the Saturnia is one of the most remarkable of which I have heard. (Darwin 1876).

rollo progresivo, crecimiento, diferenciación, reproducción o producción de nuevas especies y muerte o extinción, reflexión que conduciría a aceptar la realidad de las especies no como esencias, sino como individuos en desarrollo. No obstante el énfasis de la escuela darwiniana fue la distinción entre individuos y poblaciones, hecho que sirvió para promover la investigación de los parámetros estadísticos que las describen, aunque la formalización matemática del pensamiento poblacional tuvo que esperar la incorporación de los métodos de la mecánica estadística desarrollados por Boltzmann y Maxwell en el siglo XIX, en la genética de poblaciones por Fisher y Wright en las primeras décadas del XX. Fisher demostró que la física newtoniana queda corta para modelar la evolución y puso de manifiesto el isomorfismo entre la mecánica estadística de Boltzmann en la termodinámica del equilibrio y la genética de poblaciones. La SN fue empoderada para explicar los cambios en las frecuencias génicas de la población en condiciones específicas (no inmigración, no emigración, cruce aleatorio en poblaciones panmícticas, etc), extrapolando por analogía la difusión de gases en Boltzmann a la difusión de genes en las poblaciones. En esta visión reduccionista los genes tomaban el lugar de los componentes atómicos de los organismos, hecho que no implicó una apertura de la “caja negra” puesto que la estructura química y el modo de funcionamiento de los genes no se había elucidado. Para Fisher era necesario empezar con un amplio rango de variabilidad genética en las poblaciones para que la SN rija la evolución en una perspectiva de adaptación creciente a las condiciones restrictivas del medio externo. Explicar la evolución en términos de genes que se recombinan, mutan y dispersan al azar en la población fue un modesto paso hacia adelante dado que el modelo estaba limitado por la analogía con los sistemas cerrados en la cercanía del equilibrio termodinámico.

La revolución genética promovió la idea de que la forma estaba codificada en los genes, aunque no se decía nada sobre el origen, ni del modo de funcionamiento y control de los mismos, y por tanto la explicación de la morfogénesis no requería de la AO, ni a la epigenénesis dejándonos con una suerte de neo-preformismo de carácter genético (Oyama 2000 17-ss). Es completamente equivocado pensar que la AO actúa donde los genes no lo hacen, puesto que esta afirmación implica desconocer que los genes codifican proteínas, facilitando su producción según sea necesario, sin tener que generarlas de novo en cada caso para optimizar la AO a lo largo de la ontogenia. La genética moderna se basa en la noción derivada de la llamada “barrera de Weissman”, de acuerdo a la cual los fenotipos (línea celular somática) están determinados por la información genética (línea celular germinal) de manera que las modificaciones inducidas por la acción del medio ambiente no afectan la información almacenada en los genes, un

modo de razonamiento que se convirtió en el dogma central de la biología molecular en la década de los años 50 del siglo pasado. En la teoría neodarwiniana, el medio ambiente como fuente de recursos, ejerce las presiones selectivas externas que provocan un cambio en la composición genética de la población cuyos individuos varían por mutaciones genéticas al azar. En consecuencia los organismos fueron despojados de una autonomía intrínseca asociada a su dinámica y organización interna, y terminaron por ser concebidos como el resultado de dos líneas causales opuestas, “desde abajo hacia arriba” por un programa genético y “desde arriba hacia abajo” por la SN que opera desde afuera (medio ambiente). A partir de los años 70 del siglo XX la noción de programa genético conquistó el corazón de la biología. Para Monod el programa genético era el factor organizativo determinante producido al azar y retenido por SN, explicación que hacía innecesario el recurso a las explicaciones por AO.

Una explicación física de la SN debía esperar el desarrollo de la termodinámica de sistemas lejos del equilibrio y la AO, por autores como Eigen (1971), Prigogine (1984), y Kauffman (1993). No obstante, Sewall Wright (1932) antes de Prigogine, había defendido para el caso de la genética de poblaciones la inexistencia de un estado global de equilibrio y en su lugar habló de estados locales de equilibrio transitorios (*shifting balance*), y posteriormente Kimura sostuvo que la evolución opera por deriva genética sin jamás alcanzar estados de equilibrio.

3.2. Retorno del internalismo: teorías epigenéticas y de la auto-organización

La AO es un proceso espontáneo en el que el establecimiento de acoples entre entidades preexistentes da lugar a la emergencia de un nuevo sistema con propiedades cualitativamente diferentes. La AO requiere de un flujo permanente de energía por el sistema en condiciones de apertura y desequilibrio, de modo que a medida que se maximiza la disipación de entropía hacia afuera, la entropía interna disminuye, cristalizándose en un tipo de arreglo estructural específico. El sistema emergente genera restricciones, estructura u organización interna, dependientes de las propiedades de los entes constitutivos y no por acción de factores determinantes externos, para posteriormente estabilizarse entre umbrales de energía definidos. Sin embargo, a medida que se alejan del equilibrio alcanzan puntos críticos inestables en los cuales el sistema adopta una, entre al menos dos conformaciones alternativas accesibles y diferentes. Los puntos críticos inestables conducen a desvíos y bifurcaciones, razón por la cual la evolución es contingente e impredecible dentro de un esquema

general de coherencia funcional interna y externa con el medio circundante. Este punto de vista es interesante toda vez que la evolución de la vida no sigue trayectorias unidireccionales u ortogenéticas, sino que está subordinada a 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 que fortalecería la perspectiva internalista, está todavía sin desarrollar para poder ser integrado con toda propiedad a las teorías evolutivas. En este sentido el mayor avance fue logrado por Prigogine (1970, 1984) cuando acuñó el término de “estructuras disipativas” para referirse a los patrones organizados que se observan 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 estimados cuantitativamente.

La termodinámica de la AO contradice el principio newtoniano de la pasividad de la materia, no requiere de principios vitales y no viola la segunda ley de la termodinámica puesto que utiliza una entrada permanente y sostenida de materia y energía, que le permite minimizar la entropía generada al interior mediante su disipación como calor al medio externo para generar “estructuras disipativas” ordenadas como los sistemas vivos (Gershenson *et al.* 2003). Para Prigogine (1970, 1984) las condiciones externas posibilitan la AO y definen los umbrales de estabilidad térmica de las estructuras disipativas, pero no especifican el tipo de organización generado. La forma no se impone desde afuera a los sistemas, las restricciones morfogenéticas son internas y aparecen como resultado de las interacciones entre los componentes constitutivos y de las restricciones que el sistema ejerce sobre los niveles internos, a consecuencia de su intento de mantener un acople con el medio ambiente externo. En otras palabras los factores externos tienen consecuencias morfogenéticas únicamente si han sido detectados y captados selectivamente de acuerdo a la estructura y organización del sistema en cuestión.

La evolución depende tanto de los sesgos estructurales internos como de las presiones externas debidas a la escasez de recursos que inciden sobre la sobrevivencia diferencial de las formas existentes. La SN no define la forma de los sistemas vivientes existentes, sino que la forma aparece de acuerdo a su dinámica y organización interna la cual define el modo cómo los factores externos son percibidos y aprehendidos. La SN estabiliza trayectorias evolutivas, en las cuales nuevas conformaciones accesibles pueden potenciarse en puntos críticos e inestables de bifurcación. De acuerdo a Maturana y Varela (1992) los organismos son sistemas que a medida que se auto-organizan, determinan

en cada momento la manera como interaccionan con el medio ambiente en cada una de las etapas de su ontogenia²¹

De acuerdo a la teoría de sistemas en desarrollo cada factor que contribuye al desarrollo sea genético, hormonal, nutricional, o externo es una fuente informativa (Oyama 2000). Todos ellos son necesarios para que el sistema en desarrollo pueda propagar su organización. En este sentido, las variaciones poblacionales fuente de potencial evolutivo, se deben a las modificaciones ontogenéticas individuales surgidas de la escogencia de ajustes a los parámetros metabólicos, fisiológicos, de diferenciación celular, conductuales y de interacción social, entre las posibilidades que realmente están al alcance, por parte del organismo como sistema organizado y de todos y cada uno de los niveles de organización que lo conforman. En cada ajuste se generan restricciones internas es decir información estructural. Los defensores de la AO se han aliado con las escuelas de la “biología evolutiva del desarrollo” y la “teoría de sistemas en desarrollo” dado que el desarrollo ontogenético está impulsado por un flujo intenso de energía que tiene lugar lejos del equilibrio térmico. Por su parte, para los defensores del genocentrismo, la evolución queda totalmente dependiente de mutaciones fortuitas a nivel del ADN. Seguramente no se trata de escoger entre dos explicaciones o externalista o internalista, una de la cual es verdadera y la otra falsa, sino de avanzar en la investigación y experimentación 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 a múltiples niveles inducidos como respuesta a las fluctuaciones del medio ambiente y supervisados por una selección interna dependiente de la AO. Pero sobre todo debe proponerse un marco ontológico que integre la perspectiva internalista con la externalista, es decir que conciba la ontogenia y la evolución como un proceso en el que el propio sistema en desarrollo de acuerdo a la detección y captura selectiva de factores dispersos en el medio ambiente contribuye a la generación de constricciones internas que dan lugar a la morfogénesis. Pero a diferencia del transformismo lamarckiano atado a un determinismo blando propio de las explicaciones físicas, se requiere de una explicación histórica contingente que no obstante va más allá del mutacionismo azaroso de los neodarwinistas. Una visión basada en el reconocimiento de los organismos como agentes con comportamientos inten-

21 In other words, every ontogeny as an individual history of structural change is a structural drift that occurs with conservation of organization and adaptation. We say it again: conservation of autopoiesis and conservation of adaptation are necessary conditions for the existence of living beings; the ontogenic structural change of a living being in an environment always occurs as a structural drift congruent with the structural drift of the environment. This drift will appear to an observer as having been “selected” by the environment throughout the history of interactions of the living being, as long as it is alive, (Maturana & Varela 1992).

cionales en asuntos relacionados directamente con las condiciones inmediatas de vida, donde la imposibilidad de predecir el curso de la evolución radica en la existencia de respuestas creativas que se deciden a nivel individual y seleccionan a nivel poblacional. En este punto de la discusión, acojo la propuesta de Arthur (1997) y Caponi (2008b) de retomar la idea de la “selección interna” de Whyte. Es decir, si la ontogenia es un proceso secuencial de pasos en los que se van imponiendo restricciones, cada paso debe ser chequeado internamente por su congruencia y coordinación funcional y ontogénica. Esta “selección interna” 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 que los mayores grados de adecuación darwiniana, se corresponden con mayores grados de coordinación interna (Whyte, 1965 14), (Arthur, 1997 218-226).

Hay que aclarar que la recuperación de la perspectiva del organismo en la biología 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 entre ellos, generando un acople funcional recíproco o lo que sería una “coadaptación interna”. Para entender la “selección interna” hay que retomar a Whyte (1965)²², un investigador intentando hallar un principio general de explicación basado en la búsqueda de una configuración característica invariante debida a procesos homeostáticos que tienen lugar en las vías de desarrollo. El patrón invariante resuena hoy en día, con el reconocimiento de una etapa de convergencia morfológica en la ontogenia, denominada filotípica, a partir de la cual se cumplen las diferenciaciones al desarrollo planteadas por von Baer (Kalinka *et al.* 2010; Domazet-Lošo & Tautz 2010; Irie & Sehara-Fujisawa 2007; Prud-Homme & Gompel 2010), y la existencia de procesos homeostáticos se ha explicado mediante las normas de reacción del desarrollo (Piglucci & Schlichtig 1998).

En esta línea de argumentación Frank (1997) propuso la “selección ontogénica” como un tipo de “selección interna” que conduce a la supervivencia diferencial de unidades de desarrollo y diferenciación como las células. La AO genera una población de trayectorias alternativas posibles pero los filtros selectivos internos eliminan el exceso de posibilidades para dejar únicamente

22 “Coordinative conditions. ... expressing the biological spatio-temporal coordination rules of ordering which must be satisfied (to within a threshold) by the internal parts and processes of any cellular organism capable of developing and surviving in some environment” (Whyte 1965 35). ... “Internal selection may prove to have most important, and perhaps solely operative, during some or all of the major steps in evolution, which are not yet understood” (Whyte 1965 65).

las trayectorias que satisfacen algún criterio local de diseño basado en la funcionalidad. Los patrones morfológicos a gran escala emergen a partir de variaciones influenciadas por las condiciones locales del entorno y “selección interna” a lo largo de la ontogenia. Los planos corporales se definen en las rupturas de simetría producidas a consecuencia de la selección interna (Arthur 1965, 1997). Esta capacidad de elegir los ajustes somáticos pertinentes llevaría a entender las modificaciones ontogénicas como experimentos de la naturaleza, o mejor como exploraciones de morfologías que sean posibles fisiológica y ontogénicamente hablando. De estos experimentos, solo los dotados de congruencia fisiológica y ontogénica serían viables y pasarían a ser chequeados por la SN. La ontogenia sería no solo un fenómeno que tiende a ser altamente conservado y homeostático, sino que además daría lugar a las variantes individuales que en la población son sometidas al escrutinio de la SN. Es decir la ontogenia como elección secuencial de ajustes estructurales a distintos niveles estaría a la base de la explicación del 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 abundantes variantes fenotípicas poblaciones aún si la composición genética se mantiene homogénea o no ha divergido sustancialmente. Diversidad fenotípica que ha sido previamente sometida al escrutinio de la “selección interna”.

La existencia de elecciones individuales fue explicada por Baldwin (1896) cuando propuso un “Nuevo factor de evolución” que denominó “selección orgánica”, la cual definió como la capacidad heredable de acomodarse somáticamente a las condiciones cambiantes del medio ambiente. Aunque Baldwin se refería principalmente a la capacidad de los niños de adaptarse al medio social por aprendizaje, explícitamente dejaba espacio para incluir los acomodamientos estructurales internos y en este sentido anticipó a Whyte. Hoy en día podemos afirmar con Gottlieb (2001) que los ajustes fenotípicos se realizan a diferentes niveles, incidiendo sobre procesos metabólicos, fisiológicos, división y diferenciación celular, comportamiento, aprendizaje e interacción social. En esta perspectiva habría que añadir que los organismos perciben e interpretan como señales las perturbaciones físicas 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 propia selección (Levins & Lewontin 1985 99-101). Para Oyama (2000) el embrión en desarrollo es un sistema auto-organizante 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; Jablonka & Lamb 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”²³ conectó el proceso morfogenético a un circuito génico que hizo más eficiente las ontogenias al liberarlas parcialmente 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 fueron estableciendo en la confluencia de una diversidad de factores en un momento y lugar determinados. En este sentido varios autores han coincidido al afirmar que los genes llegaron tarde a la evolución y fueron seleccionados justamente porque contribuyen enormemente a la consolidación de procesos ontogenéticos que previamente dependían de la inducción externa (Newman & Muller 2000; Salazar-La Ciudad *et al.* 2003; West-Eberhard 2003 157). Esta idea se ilustra mediante el modelo de paisaje epigenético de Waddington (ver figura 1).

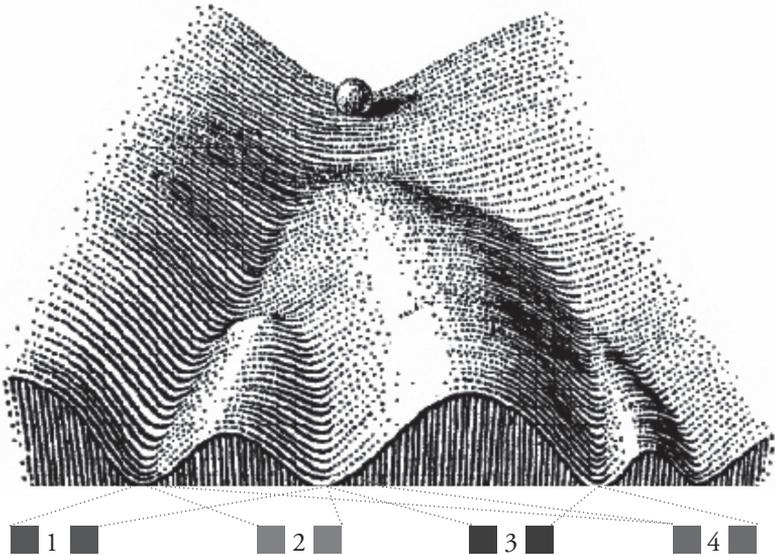


Figura 1. El paisaje epigenético ilustra como las vías de desarrollo se abren a medida que el proceso transcurre. La bola arriba representa cualquier sistema en desarrollo todavía sin diferenciar y que posee, por tanto, muchas posibilidades de diferenciación. Las bifurcaciones representan puntos inestables en los que el sistema elige una de las

23 “a process by which a phenotypic character, which initially is produced only in response to some environmental influence, becomes, through a process of selection, taken over by the genotype, so that it is found even in the absence of the environmental influence which had at first been necessary” Waddington (1957 1961).

alternativas estructurales accesibles. Los valles profundos representan las restricciones generadas a consecuencia de la elección previa. La profundidad de estos valles representa los umbrales de estabilidad termodinámica. De esta manera la interpretación internalista de Waddington, resalta tanto la idea de elección como de la subsiguiente restricción morfo-genética. Los cuadros numerados abajo representan las redes génicas que contribuyen tanto a desplegar posibilidades (arriba) como a estabilizar las formas (abajo). (Figura modificada a partir de Waddington 1957 en Slack 2002).

A medida que la SN elimina ramas del árbol de la vida un conjunto no especificado de posibilidades no realizadas se imposibilita definitivamente, pero se abre o habilita un potencial futuro a partir de los linajes seleccionados. A pesar de los avances en termodinámica y biología del desarrollo, el debate sobre la “pasividad vs actividad” de la materia no ha terminado, a causa de una inercia cultural heredada de Newton que todavía incide en el público educado que se ubica entre dos campos aparentemente irreconciliables, “o Dios o la SN”, una guerra alimentada por igual por los creacionistas cristianos fundamentalistas y por los ultra-darwinistas. Conflicto estimulado por propagandistas de ambos lados que han ocultado hábilmente el principio subyacente compartido por ellos, a saber, la aceptación de una fuerza formativa externa justificada en el rechazo a una teleología naturalista entendida como el reconocimiento de dinámicas generadas desde el interior de los sistemas auto-organizantes y proyectadas al exterior en su intento de mantenerse acoplado al medio circundante. La fuerza formativa es divina para los creacionistas y natural para los darwinistas, pero para autores como Darwin, Dobzhansky, Ayala entre otros, la SN sería una de las leyes impuestas por Dios a la naturaleza (Dobzhansky 1973)²⁴. Por otra parte para Dawkins la naturaleza actúa como un “relojero ciego” pero también desde afuera (Dawkins 1986)²⁵. En conclusión ha llegado la hora de abandonar la física y metafísica newtoniana fundada en el mecanicismo.

24 “The organic diversity becomes, however, reasonable and understandable if the Creator has created the living world not by caprice but by evolution propelled by natural selection. It is wrong to hold creation and evolution as mutually exclusive alternatives.” (Dobzhansky 1973).

25 “All appearances to the contrary, the only watchmaker in nature is the blind forces of physics, albeit deployed in very special way. A true watchmaker has foresight: he designs his cogs springs, and plans their interconnections, with a future purpose in his mind's eye. Natural selection, the blind, unconscious, automatic process which Darwin discovered, and which we now know is the explanation for the existence and apparently purposeful form of all life, has no purpose in mind. It has no mind and no mind's eye. It does not plan for the future. It has no vision, no foresight, no sight at all. If it can be said to play the role of watch-maker in nature, it is the blind watchmaker”, (Dawkins 1986).

4. SELECCIÓN NATURAL Y AUTO-ORGANIZACIÓN ¿SE OPONEN O SE REFUERZAN?

Hemos visto como los neo-darwinistas adoptaron la estrategia de sobreestimar el azar, para resaltar el papel creativo de la SN. El descubrimiento del azar en la evolución debía aliviar el inconformismo con el determinismo que imponía la visión mecánica, prefigurando un espacio ontológico para la libertad, la indeterminación, la creatividad, no obstante el azar se transformó en una expresión que se refería al carácter ciego de las respuestas de los organismos, al sostener enfáticamente que la variación evolutiva surge 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 acción “mental” o “cognitiva” por parte de los organismos, convirtiéndose en una fuerza externa que impone el orden y el equilibrio a la diversidad de producciones orgánicas de la naturaleza. El planteamiento de que los organismos varían al azar se circunscribió a lo genético, desconociendo la dimensión fenotípica y, por tanto, las emociones, dinámicas internas y el “sentimiento interior” propio de los organismos.

La noción de azar entendida como la exploración sin sesgos y ciega de todas las permutaciones genéticas posibles debe ser sustituida por una visión histórica de un mundo indeterminado 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 selección interna antes de ser sometidas a la prueba de la SN por su adaptación al medio externo, al cual se integran mediante las acciones que ellos implementan.

Los neo-darwinistas se han opuesto por igual tanto a la AO como al reconocimiento del papel positivo que juegan las restricciones estructurales, es decir, a aceptar que cuando la organización interna bloquea un amplio espectro de cambios, al mismo tiempo facilita otros. Gould (2002)²⁶ señaló que las “constricciones” también tiene un papel causal positivo asociado a las direcciones de cambio permitidas. En otras palabras, las restricciones bloquean rutas de cambio posibles pero también definen el abanico de formas realmente posibles accesibles, dentro de las cuales se eligen los futuros caminos de la evolución (Martinez & Andrade 2014).

²⁶ The concept is commonly used in its negative sense and should instead be understood in a positive way as “causes in the direction of particular evolutionary changes” (Gould 2002 1026).

Los organismos tienen la inclinación a variar de ciertas maneras independientemente de la SN, debido a las constricciones al desarrollo que generan un sesgo ontogenético²⁷ (Caponi, 2008a). Habría que destacar sin embargo que en los puntos de inestabilidad cada uno de los niveles que conforman a los organismos, escogen 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, podemos afirmar que 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, puesto que 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 pertinencia de la extrapolación de la selección artificial (cruces dirigidos para obtención de razas) para justificar 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, el verdadero 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 y sin restricciones de variabilidad fluctuante que para Darwin estaba garantizado por las condiciones cambiantes y estresantes de vida que la domesticación implica (Darwin 1859). Darwin señaló que hay diferencias muy notorias 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. Darwin afirmó que la extrapolación de la selección artificial al modo de funcionar la naturaleza era solamente una metáfora, pero podemos discutir en qué medida se trata de una analogía correcta. Igualmente

27 “Developmental constraints [are] defined as biases on the production of variant phenotypes or limitations on the phenotypic variability caused by the structure, character, composition, or dynamics of the developmental system” (Maynard-Smith *et al.* 1985 265).

podemos discutir 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 hoy en día estaríamos más dispuestos a aceptar las convergencias, homoplasias, paralelismos y direccionalidades en la evolución, fenómenos donde las restricciones estructurales juegan un papel positivo.

De acuerdo a Popov (2009), Nicolai Danilevsky en 1862 cuestionó el planteamiento de Darwin según el cual los gansos exhiben una baja variabilidad debido a un efecto colateral de la selección artificial por calidad de carne para consumo humano. La selección artificial de acuerdo a Darwin podía llegar a poner en evidencia los límites a la plasticidad puesto que la intensificación del rasgo seleccionado en una raza podía 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 (ley de la correlación de las partes), en este caso parecía que los gansos silvestres seleccionados artificialmente ya habían alcanzado este límite y por eso eran rígidos. Por el contrario, para Danilevsky la baja variabilidad de especies como los gansos se debía a su naturaleza u organización estructural. Pero aunque los animales silvestres son más refractarios al cambio por selección caprichosa, sí permiten algunas direcciones privilegiadas de cambio. Para Danilevsky un defensor de la ortogénesis, 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 el hecho fundamental de una evolución canalizada estructuralmente por las propias restricciones de los organismo (Popov 2008). Por otra parte, la selección artificial pone de relieve la importancia del aislamiento en el surgimiento de las especies, dado que si las razas seleccionadas artificialmente se dejan libres para que se reproduzcan en estado de naturaleza, se observa una tendencia a regresar al fenotipo original. 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 viejas y más constreñidas estructuralmente. En efecto, este autor divide la historia de las especies en dos períodos: (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 período 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 161)²⁸. En esta etapa, en un lapso “corto” aparece una gran diversidad de variantes fenotípicas en la población como resultado 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 período (2) de plasticidad fenotípica congelada que cubre la mayor parte de la existencia de las especies. Período 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 enfrentándose al riesgo de extinción.

En este punto de la discusión deseo mostrar que existe una correspondencia entre los períodos de evolución de las especies descritos por Flegr y los períodos descritos por Salthe (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 o entidades evolutivas en el sentido de Ghiselin (1966, 1974), Hull (1978, 1980), Mayr (1988) o entidades históricas discretas en el sentido de Eldredge (1995).

De acuerdo a estos autores las especies son poblaciones localizables en el espacio y tiempo puesto que tienen un origen, una dispersión y una extinción definida. Caponi (2011) ha rechazado con razón 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 organismos de una especie forman un individuo funcional cuando compiten reproductivamente entre sí, no haciéndolo con organismos de otras especies. Es decir las especies son supra-individuos funcionales cuyas acciones se orientan hacia la reproducción y sobrevivencia de la misma, mediante el establecimiento de interacciones definidas entre los

28 “... the basic assumption of the theory of frozen plasticity [is grounded in] greater evolutionary plasticity of a genetically more uniform population than of a genetically diverse population” (Flegr 2008 161).

miembros de la especie, y entre ellos y otros organismos existentes en su medio circundante. Interacciones que confieren a las especies sus propios sistemas de autorregulación que explican su estabilidad (homeostasis) en amplios 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 en términos de Reig (1979) “biosistemas genéticos-evolutivos” funcionales. Por lo tanto, no todas las especies son iguales, y puesto que cada una de ellas es un individuo funcional, todas son diferentes entre ellas.

Desde una perspectiva informacional y termodinámica, Salthe 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 tanto en sistemas físicos, como biológicos (Salthe 1993, 1999, 2010). Este modelo ilustra como la segunda ley de la termodinámica, permite inferir algunos patrones muy generales de las etapas por las que transcurren los sistemas en desarrollo en cuanto proceso de AO. Considerando en este caso a la población de organismos pertenecientes a una misma especie como un sistema en desarrollo, tendríamos que el período plástico (1-A) de Flegr que se inicia inmediatamente después del aislamiento geográfico, puede ser equiparado con el período 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 períodos de tiempo muy cortos. Sería la etapa por la que transcurren las especies domésticas plásticas según Darwin y, por tanto, en esta línea de razonamiento la domesticación no se debe concebir como una manipulación de los humanos sobre los animales salvajes, sino como un proceso de interacción reciproca en el cual animales que ya mostraban comportamientos sociales incluyeron a los humanos dentro de su campo de experiencia, red social y nicho ecológico, mediante el ajuste de su comportamiento y morfología a las condiciones de vida impuestas por los humanos.

La plasticidad fenotípica que explotan los cruzadores de razas se intensificó con la interacción entre los humanos de entonces con los ancestros de las especies domésticas actuales. Según Ruse (1975) este modo de evolución de las especies domésticas, mencionado por Darwin en los cuadernos de notas

(B, 14)²⁹, no es darwiniano sino lamarckiano, puesto que está basado en la idea según la cual la unidad evolutiva son los organismos que responden al cambio ambiental y no en la SN.

El período 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 de modo análogo en tiempos evolutivos la acción de factores ambientales externos se integró parcialmente a circuitos de regulación genética, además de que los genes existentes fueron cooptados para nuevas funciones (West-Eberhard 2003 147-151). 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 período de plasticidad congelada (2) de Flegr sería entonces equivalente 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.

El período 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 de modo análogo en tiempos evolutivos la acción de factores ambientales externos se integró parcialmente a circuitos de regulación genética, además de que los genes existentes fueron cooptados

29 Incluso en el *Origen* hay párrafos que corroboran esta visión y aunque Darwin da prelación a la explicación por SN, también consideró que las variaciones se producen en la interacción directa de los organismos con el medio circundante. "I think that there can be little doubt that use in our domestic animals strengthens and enlarges certain parts, and disuse diminish them; and that such modifications are inherited. Under free nature, we can have no standard of comparison, by which to judge of the effects of long-continued use or disuse, for we know not the parent-forms; but many animals have structures which can be explained by the effects of disuse. As Professor Owen has remarked, there is no greater anomaly in nature than a bird that cannot fly; yet there are several in this state. The logger-headed duck of South America can only flap along the surface of the water, and has its wings in nearly the same condition as the domestic Aylesbury duck. As the larger ground-feeding birds seldom take flight except to escape danger, I believe that the nearly wingless condition of several birds, which now inhabit or have lately inhabited several oceanic islands, tenanted by no beast of prey, has been caused by disuse. (Darwin 1859)"

para nuevas funciones (West-Eberhard 2003 147-151). 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 período de plasticidad congelada (2) de Flegr sería entonces equivalente 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. De tal manera que al reconocer este papel crucial a la SN, la apreciación de Flegr (2008 201) según la cual las especies durante su mayor lapso de vida no responden a las condiciones del medio ambiente³⁰ 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 como tal solamente se dé para especies muy especializadas con respecto a medios ambientes estables. En condiciones de medio ambiente 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) asumida como correcta, conlleva el principio anti-darwiniano – que señalaba Ruse- de variaciones individuales, no necesariamente azarosas ni ciegas, sino generadas a lo largo de la ontogenia como respuesta a las condiciones del medio. Captar de esta manera el papel de la SN supone previamente haberla concebido como derivada o dependiente de la AO.

30 “species can respond to selection pressures only for a short part of their existence, i.e. immediately after their formation” (Flegr 2008 201).

Se sigue de estas discusiones que los constreñimientos juegan un papel positivo en especies maduras en proceso de estabilización, pues facilitan direcciones sesgadas de cambio, mientras que en las especies seniles sin duda 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, todavía, por estar 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 porque 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, en Gonzalez 2007), (Gilead 2015).

A finales del siglo XIX, Peirce había propuesto que las variaciones evolutivas no son azarosas, ni tampoco dirigidas, sino generadas por la tendencia de los organismos a acomodarse o adaptarse a ambientes locales cambiantes. En oposición al gradualismo evolutivo argumentó que los cambios drásticos del medio ambiente inducen la aparición de modificaciones morfológicas rápidas en especies plásticas. De acuerdo a esta perspectiva Peirce consideró que la SN requería de un mecanismo interno de elección asociado a la actividad del organismo sometido a una presión selectiva. Es decir, que los sesgos detectados en los tratamientos estadísticos de las poblaciones, no se debían únicamente a la ignorancia sobre todos los casos individuales, sino que obedecían a la estructura misma de los fenómenos. En otras palabras los desvíos de los promedios estadísticos debían ser interpretados como sesgos reales derivados de los objetos mismos, sesgos que surgen a consecuencia de las elecciones preferentes que los sistemas hacen respecto de sus estados en condiciones definidas por un contexto medio ambiental específico. Este modo de evolución orientado desde adentro hacia metas específicas inmediatas mediante la modificación de hábitos (ajustes comportamentales) en relación a un medio externo determinado, reconcilia el azar y el determinismo (Peirce 1891), no obstante de acuerdo a todo lo que he argumentado reconcilia también la AO con la SN, y las perspectivas internalistas, con las externalistas.

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 Pliguicci y Schlichtig (1998) y West-Eberhardt (2003) la SN favorece la plasticidad fenotípica, por tanto no todos los individuos variantes que existen en el rango espacio temporal en que tiene lugar la bifurcación evolutiva producen los ajustes seleccionables que puedan dejar descendencia modificada. Según 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. De acuerdo a Kauffman (1991, 1993) la SN actúa para mantener 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 y especies, 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.

En conclusión, al ser la plasticidad fenotípica el objeto de la SN, esta jalona las especies a un punto situado entre los períodos “1-A” y “1-B” propuestos por Flegr, o lo que sería equivalente entre las fases juvenil y madura de Salthe en los que se da por AO una emergencia de novedades acompañada por un mayor aprovechamiento de los gradientes energéticos. Mientras que la especie como sistema en desarrollo, se estabiliza por AO 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 actúa mediante individuos y especies plásticas que generan nuevos tipos de interacciones que conducen a la emergencia de niveles de organización más complejos, abriendo el potencial evolutivo hacia la exploración de nuevas formas que no podían ser previstas ni anticipadas.

El problema de decidir el peso que debe dársele a la SN y a la AO puede esclarecerse desde esta perspectiva ontológica:

1. La AO es más general y anterior a la SN. Swenson (1989) afirma que la SN es una consecuencia derivada de la AO siempre que hablemos 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, la aparición de los procariotas, la transición de genes a cromosomas, la transición de procariotas a eucariotas, la emergencia de protistas coloniales, la evolución de la multi-celularidad, la evolución de la sociabilidad animal, 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 a distintos niveles, aparece la SN preservando los más plásticos y variables a las condiciones de un medio determinado. La SN preserva las variantes funcionales en condiciones locales específicas, mientras que la AO genera los sistemas que pueden evolucionar por SN una vez que su proliferación sobrepasa los recursos disponibles.

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 o fases descritas por Salthe como inmadura (plástica), madura (restringida positivamente) y vejez (restringida negativamente). Pero en la frontera entre las fases juvenil y madura se dan los sistemas a la vez suficientemente plásticos y estables, capaces de elegir tanto los ajustes estructurales o restricciones internas, como las acciones al exterior que sin duda 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 decaimiento y emergencia en el sentido de Ulanowicz (2009) o entre caos y orden según Kauffman (1993). La SN actúa sobre pobla-

ciones de fenotipos ajustados uno a uno por selección interna 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 aplicable a sistemas multi-niveles y auto-organizados que continúan emergiendo, variando, divergiendo, madurando, propagándose, estabilizándose y decayendo. En consecuencia las teorías de la AO se convierten en el marco más adecuado para entender el alcance de la acción necesaria, pero no suficiente de la SN.

5. REFLEXIÓN ONTOLÓGICA Y REPLANTEO DEL DEBATE EXTERNALISMO/INTERNALISMO

El conflicto entre *ininternalismo* y *externalismo* es tan profundo como sea el arraigo de las preconcepciones newtonianas, sin embargo ha sonado la hora de superar estas dicotomías, (Kauffman 1993; Aranda 2009; Andrade 2009; Linde 2010). Queda la pregunta acerca de si una nueva síntesis evolutiva sería darwiniana, o acaso lamarckiana, o a lo mejor superaría de una vez por todas, esta controversia y pondría la discusión en otro nivel. Posiblemente, una nueva síntesis no sería darwiniana estrictamente y tampoco sería lamarckiana por cuanto esta visión es deudora, en su origen, de una física determinista. Pero sería lamarckiana en el sentido que debe reconciliar el discurso evolutivo de la biología con una perspectiva que renuncia a la causalidad física determinista, al aceptar que la correlación entre estímulos externos (*inputs*) y respuestas (*outputs*) en el caso de los sistemas vivientes, no es unívoca y lineal sino que está mediada por la interpretación que el propio sistema hace de las perturbaciones externas que lo lleva a decidir entre al menos dos opciones³¹ (ver nota pie de página # 4, sobre el “sentimiento interior” de Lamarck). Lo físico únicamente define el mundo de las posibilidades pero la actualización de algunas de ellas se define en contextos locales de interpretación por sistemas que se auto-configuran a medida que interpretan como información útil perturbaciones físicas del entorno. Además, entre más diversos sean los seres existentes y más diferenciados o individualizados estén, mayores serán las posibilidades de encontrar configuraciones accesibles y físicamente posibles. Pero, este espacio del “adyacente posible” crece más rápido que el morfoespacio de formas actualizadas en condiciones espacio-temporales definidas (Kauffman 2000). Por

31 Hoy en día en la física hay modelos cosmológicos cuántico relativista que incorpora el esquema general de la transformación gestado al interior de la biología, ejemplos de tales prefiguraciones son el proyecto “Evolution Development Universe” que incluye la “Cosmic Natural Selection” de Smolin.

esta razón la contingencia histórica que se introdujo con el darwinismo no puede ser dejada de lado y al contrario pasa a convertirse en el eje central de las nuevas propuestas teóricas que surjan, donde la semiótica entraría a explicar cómo se dan las elecciones por las que optan los sistemas, sesgando el espacio existente de formas.

No obstante, debemos afrontar el problema de como persuadir que una nueva síntesis de la teoría evolutiva, debe ir acompañada de un marco ontológico que supere los prejuicios externalistas que hemos heredado del mecanicismo. Es decir mostrar que contingencia histórica y externalismo son incompatibles. Para ello hay que empezar por despachar la preconcepción acerca de la pasividad de la materia para ser consistentes con la física del siglo XXI (termodinámica de sistemas lejos del equilibrio y cuántica). Una vez se remueva este obstáculo, los organismos deberían pensarse como sistemas conformados por sub-sistemas o múltiples niveles de organización integrados a un medio ambiente local delimitado por ellos mismos, y dotados *a priori* de una capacidad general que se manifiesta como impulsos, sensibilidad, propensiones. Todos y cada uno de los diversos niveles o estratos deberían tener un estatus ontológico aunque no haya uno de control fundamental o prioritario sobre los otros, ni inferior, ni superior, ni intermedio. Ni el reduccionismo a ultranza, ni el holismo radical, ni el organicismo serían perspectivas epistemológicas viables. Cada nivel tendría ciertos grados de autonomía puesto que como sistema semiótico sería capaz de percibir, de acuerdo a su organización interna, perturbaciones físicas externas y según la detección de regularidades en un contexto determinado, llegar a interpretarlas como señales (con contenido semántico o significación) que los induce a escoger entre al menos dos conformaciones alternativas accesibles que imponen restricciones a su organización interna; interpretación que además guía la escogencia de las acciones a ser implementadas hacia el exterior. Es decir, se trata de una reconfiguración permanente de las relaciones tanto internas como de las externas a cada nivel. Tal como lo previo Whitehead (1969), la filosofía del organismo se aplica a cada entidad o sistema característico de cada nivel de organización y no únicamente a los individuos u organismos que describe la biología.

A continuación esbozaré algunos rasgos de este marco ontológico que no se cimienta en la distinción tajante entre sujeto y objeto que hemos desarrollado por extrapolación de nuestra propia experiencia cognitiva y la racionalización que hemos hecho de la misma, sino que aceptaría que los diversos seres de la naturaleza tienen su propia interioridad que los mueve a expresar algo. La reivindicación de una ontología que como filosofía primera nos permita aceptar algunos compromisos sobre la naturaleza de la realidad. Este esquema

se fundamenta en la aceptación de una realidad que se autoconstruye independientemente de nosotros los humanos que existía antes de nuestra aparición y seguirá existiendo después de nuestra extinción y que durante nuestra permanencia en el mundo hemos contribuido a modificar intensamente a escalas que inciden sobre la misma historia geológica de la tierra (antropoceno). En esta ontología cualquier cosa es una entidad o sistema conformado por entidades a niveles escalares inferiores que a su vez son subsistemas compuestos de otras entidades hasta un punto que no podemos definir ni resolver, hasta tanto no hayamos entendido la constitución íntima de la materiaenergía. Un plano originario no sustancial, sin “afuera” y sin “dentro”, un plano real inmanente de experiencia en sí misma, sin sujetos, ni objetos definidos. Una potencialidad pura o de primeridad en el lenguaje de Peirce. Un plano heterogéneo en intensidades pero virtual que sería la condición de posibilidad para la actualización de novedades y que solo puede ser pensado desde y dentro de la misma inmanencia que lo define (Deleuze, 1991 48-50). Un plano en el cual no hay una exterioridad absoluta al mundo, un plano carente de formas actualizadas pero exuberante en singularidades preindividuales virtuales, sin las cuales nada nuevo podría gestarse y actualizarse en el tiempo (Deleuze, 1986 131-159); Bryant 2011). Inmanencia que redefine la realidad como proceso inacabado de actualización conducente a una potencialidad creciente.

A medida que a partir de este plano inmanente espontáneamente se pone en marcha la actualización de algunas formas, se intensifica la heterogeneidad virtual original dando lugar a un nuevo nivel donde los dos modos de ser, funcionar o manifestarse, el *internalista* y el *externalista* serían experimentados desde la perspectiva correspondiente a cada entidad particular en proceso de actualización. De acuerdo al modo internalista, las entidades o sistemas tienen perspectiva y actúan inmersas en un mundo externo que se constituye como mediador en el establecimiento de relaciones, las cuales actúan restrictivamente sobre ellas mismas, estabilizándose como patrones estructurales internos. En este sentido los filósofos deberíamos reconocer como punto de partida una vida preorgánica, caracterizada por la potencialidad, la indeterminación, el azar, la espontaneidad, las propensiones, la creatividad, la apertura, el desequilibrio, la auto-organización, la sensibilidad, la variabilidad sin restricciones, la virtualidad real, la capacidad de elegir, etc. En complementariedad a este modo internalista, el modo externalista de las entidades o sistemas, también es importante por cuanto pone de manifiesto la pasividad relativa, los umbrales de estabilidad, la realización concreta de algunas formas, el cerramiento parcial o la definición de las fronteras porosas externas, el comportamiento regulado por leyes expresables como distribuciones de frecuencias estadísticas, el equilibrio, los resultados de la selección

natural, la adaptación evolutiva, en pocas palabras las características que la mecánica newtoniana y la mecánica estadística destacan en la física y el neodarwinismo en la biología evolutiva (Andrade 2003, 2009; García Azkón-bieta 2005).

No podemos olvidar que los modos *interno* y *externo* se refieren a aspectos, caras o modos de ser y de acción de una realidad única y plural conformada por sistemas organizados y estratificados a múltiples niveles incrustados unos en los otros. Estas perspectivas opuestas corresponden a situaciones límites, pero la diversidad de procesos es una transformación continua, donde el tránsito “de lo interno a lo externo” y “de lo externo a lo interno”, se ilustraría como un desplazamiento por la superficie de una cinta de Moebius. La continuidad de “lo interno a lo externo” corresponde al proceso de actualización de potencialidades, es decir a las decisiones o elecciones (impredecibles para un observador externo) acerca de cuál de las posibilidades reales accesibles habrá de adoptarse internamente como restricción estructural y que, al mismo tiempo, se habrá de exteriorizar o manifestar en acciones proyectadas al exterior. Este proceso de exteriorización define los sesgos estructurales a nivel individual y los consecuentes sesgos estadísticos en las poblaciones. Esta acción creativa tiene lugar como impulsos, generados desde lo interno, conducentes a la elección de ajustes dependientes de la interacción con el medio ambiente local en que actúan. Es decir lo que se manifiesta no necesariamente estaba precontenido como posibilidad en las entidades realmente existentes tomadas por aparte, sino que en la interacción directa con otras en el medio circundante se definen las nuevas posibilidades realmente accesibles, dentro de las cuales se opta por alguna. Una población de entidades o sistemas en las mismas condiciones locales puede dar lugar a una diversidad de formas en proceso de actualización. En esta instancia “de lo interno a lo externo” se hace un énfasis en las relaciones internas (Bryant 2011) que se estabilizan y dan soporte a la realización e identidad de una entidad o sistema capaz de establecer o suspender algunas relaciones externas. Si no hubiera posibilidad real de elegir, esta perspectiva naturalista caería en el determinismo definido por una secuencia lineal de causas eficientes, y no podría asimilarse al esquema general darwiniano de ramificación y bifurcación permanente e impredecible.

Por otra parte, el tránsito “de lo externo a lo interno”, corresponde a la potenciación de actualidades mediante el establecimiento de conexiones mediadas por el ambiente local, entre las entidades en proceso de actualización que conducen mediante procesos de AO a la emergencia de un nuevo nivel más complejo donde la organización interna aumenta en grado al contener un

mayor número de subniveles, abriendo espacios de posibilidades crecientes a la evolución. En esta instancia “de lo externo a lo interno” se hace énfasis en las relaciones externas (Bryant 2011) como el entramado general que hace posible la emergencia de nuevas entidades o sistemas, los cuales se consolidan una vez que un nuevo tipo de relaciones internas se establece. No hay interacciones sin entidades capaces de interactuar, y estas existen debido a interacciones previas que las hicieron posibles. Ambas visiones deben complementarse a partir de la aceptación de un plano real inmanente de experiencia, donde al romperse la heterogeneidad virtual se van generando por AO nuevas entidades o sistemas, las cuales al interactuar entre ellas abren espacios de posibilidades impredecibles.

La distinción entre sujeto y objeto, no es de substancia como en el caso de Descartes, ni de naturaleza física ya que ambas facetas de la realidad son manifestaciones de un mismo proceso subyacente. La distinción se refiere a modos de actuar y de estar, de relacionarse entre ellos, es decir sea como entidades o sistemas que selectivamente establecen interacciones con algunas otras a las que modifican, o como entidades o sistemas que pasivamente son influenciadas por otras. Es decir, que según sea el patrón de interacciones una misma entidad o sistema definible por sus relaciones internas, puede estar actuando como sujeto o como *objeto*. Más que trasladar al mundo de todas las cosas existentes un modo de explicación inspirado en la relación sujeto/objeto, se trataría de reemplazarla por una más general y tal vez mas vaga, pero más esclarecedora, como la de “prehensión” de Whitehead (1969), (Espinoza 2014). La “prehensión” sería la inclinación para incorporar o actualizar estados virtuales (formas no actualizadas) a consecuencia del contacto, interacción o intercambio entre dos entidades o sistemas actuales, en otras palabras la manera con que cuentan las entidades o sistemas para incorporar del mundo externo lo que es relevante para ellas. La “prehensión” así entendida no es consciente y corresponde a una característica genérica común a toda cosa.

La actualización de las formas depende de que una cosa actual “prehenda” a otras. Las entidades o sistemas son susceptibles de “prehender” a otras o a dejarse “prehender” por otras en mayor o menor grado, es decir tienden a interactuar y en esa interacción se van modificando, sin que por ello haya algunas que siempre actúen como sujetos que “prehenden” y otras como objetos que son “prehendidos”. Todas las entidades o sistemas son procesos de actualización locales, dentro de ciertos umbrales de estabilidad como resultado de interacciones.

TRABAJOS CITADOS

- Adams, C.E. & F.A. Huntingford. "Incipient speciation driven by phenotypic plasticity? Evidence from sympatric populations of Arctic charr". *Biological Journal of the Linnean Society*. 81 (2004): 611–618.
- Amundson, R. "Two Concepts of Constraint". *Philosophy of Science* 61.4. (1994): 556-578.
- Andrade, L.E. *Los demonios de Darwin. Semiótica y Termodinámica de la Evolución Biológica*. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia, 2003.
- _____. "A Semiotic Framework for Evolutionary and Developmental Biology". *BioSystems*. 90 (2007): 389-404.
- _____. *La ontogenia del pensamiento evolutivo*. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia, 2009.
- _____. "Taking seriously the Neolamarckian Darwin. Steps towards an expanded synthesis. *Darwin's Evolving Legacy*. México: Siglo XXI - Universidad Veracruzana, 2011.
- _____. "Integration of Thermodynamic, quantum and Hierarchical theories of Information in the Context of Peircean Semiosis". *BioSystems*. 120 (2014): 10-20.
- Aranda Anzaldo, A. "Darwin's two hundred years: is not time for a change?". *Ludus Vitalis*. 17.32 (2009): 87-99.
- Arthur, W. *The Origin of Animal Body Plans, A Study in Evolutionary Developmental Biology*. Cambridge: Cambridge University Press, 1997.
- Baldwin, J.M. "A New Factor in Evolution". *American Naturalist*. 30 (1896): 441-451.
- Bryant, L. "A Logic of Multiplicities: Deleuze, Immanence, and Onticology". *AH Analecta Hermética*. 3 (2011): 1-20.
- Burkhardt, R.W. jr. *The Spirit of System. Lamarck and Evolutionary Biology*. Cambridge: Harvard University Press. 1995.
- Caponi, G. "El segundo pilar de la biología evolucionaria desenvolvimental y el surgimiento de una teoría complementaria de la selección natural". *Ludus Vitalis*. 16. 29 (2008a): 3-32.
- _____. "Selección interna: el control de la filogenia por la ontogenia en una perspectiva variacional". *THEORIA*. 62 (2008b): 195-218

- _____. "Los linajes biológicos como individuos". *Scientia Studia*. 19.35 (2011): 17-48.
- Darwin, C. *Transmutation of species*. Transcribed by Kees Rookmaaker. (*Darwin Online*, <http://darwin-online.org.uk/>), 1838.
- _____. *The origin of species*. First edition. Cha 13. London: J. Murray, 1859.
- _____. *Letter 2449 — Darwin, C.R. to Wallace, A.R., 6 Apr 1859*. www.darwinproject.ac.uk/entry-2449, 1859.
- _____. *Letter 3822 — Darwin C. R. to Hooker 24 [Nov 1862]*. www.darwinproject.ac.uk/darwinletters/calendar/entry-3822.html, 1862
- _____. *The Descent of Man And Selection in Relation to Sex*. Chicago and New York: Rand, McNally & Company, Publishers, 1874.
- _____. *In Charles Darwin: Life and Letters*. Francis Darwin, Murray, London, 1888.
- _____. *The Variation of Animals and Plants under Domestication*. Vol II with illustrations. New York D. Appleton and Company. 549 and 551 Broadway 1876.
- Dawkins, R. *The Blind Watchmaker*. New York: Norton, 1986.
- de Duve, C. *Vital Dust: Life as a Cosmic Imperative*. New York: Basic Books, 1995.
- Deleuze, G. *Logique du sens, Minuit*. Trad. de M. Morey, Barcelona: Paidós, 1994.
- Depew, D.J. & B.H. Weber. *Darwinism Evolving. System Dynamics and the Genealogy of Natural Selection*. Cambridge, Massachusetts: The MIT Press.1995.
- Dobzhansky, Th. *Genetics and the Origin of Species*. 3rd ed. New York: Columbia University Press, 1951.
- Dobzhansly, T. "Nothing in Biology Makes Sense Except in the Light of Evolution". *The American Biology Teacher*. 35 (1973): 125-129.
- Domazet-Lošo, T. & D. Tautz. "A phylogenetically based transcriptome age" *Index mirrors ontogenetic divergence patterns*. 468.7325 (2010): 815-818.
- Eigen, M. "Self-organization of matter and the evolution of biological macromolecules". *Naturwissenschaften*. 58 (1971): 465-523.
- Espinoza, M. "Repenser le naturalisme". *L'Harmattan*. 5.7, rue de l'École-Polytechnique, Paris <http://www.harmattan.fr>, 2014.

- Flegr J. *Frozen Evolution. Or, that is not the way it is*. Prague: University in Prague, Faculty of Sciences.. 2008.
- Fox Keller, E. *Making sense of life. Explaining biological development with Models, Metaphors and Machines*. Cambridge: Harvard University Press. 2003.
- Frank, S. “Developmental selection and selforganization”. *BioSystems*. 40 (2007): 237-243.
- Frobisch, N.B. & R.R. Schoch. “The largest specimen of Apateton and the life history pathway of neoteny in the Paleozoic temnospondyl family” *Branchiosauridae Fossil Record* 12.1 (2009): 83–90.
- Garcia Azkonobieta, T. *Evolución, desarrollo y autoorganización. Un estudio de los principios filosóficos de la evodevo*. Donostía, San Sebastián: Universidad del País Vasco. Euskal Herriko Unibertsitatea. 2005.
- Gershenson C. & F. Heylighen. “When Can we Call a System Self-organizing?”, *Advances in Artificial Life, 7th European Conference, ECAL 2003*: 606-614.
- Ghiselin, M. T. “On psychologism in the logic of taxonomic controversies”. *Syst. Zool.* 15 (1966): 207-215.
- _____. “A radical solution to the species problema”. *Syst. Zool.* 23 (1974): 536-544.
- Gilead, A. “Neoteny and the Playground of Pure Possibilities”. *International Journal of Humanities and Social Science*. 5.2 (2015): 30-39.
- Gonzalez, W. *El hombre problema. Retardación y problema*. Santiago de Cali: Universidad del Valle. 2007.
- Gottlieb, G. “A developmental Psychobiological Systems View: Early Formulation and Current Status”. En: Oyama, S., Griffiths, E. & Gray, R. *Cycles of Contingency. Developmental Systems and Evolution*. A Bradford Book. The MIT Press, 2001.
- Gould, S.J. *Ontogeny and Phylogeny*. Cambridge MA: Belknap Press of Harvard University Press, 1977.
- _____. *The Structure of Evolutionary Theory*. Cambridge: The Belknap Press of Harvard University Press. 2002.
- Haeckel, E. *Prólogo a la Filosofía zoological*. En Lamarck, J.B. [1809] (1986).
- Hale, J. *Darwin's Other Bulldog: Charles Kingsley and the Popularisation of Evolution in Victorian England*. Sci & Educ. 2011.

Ho Mae Won. and Saunders. "Beyond neo-darwinism. An epigenetic approach to evolution". *Journal Theoretical Biology*. 78 (1979): 573-591.

Hull D.L. "A Matter of Individuality". *Philosophy of Science*. 45 (1978): 335-360.

_____. Individuality and Selection. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11(1980): 311-312.

Irie, N. & A. Sehara-Fujisawa. "The vertebrate phylotypic stage and an early bilaterian related stage in mouse embryogenesis defined by genomic information", *BMC Biology* 5.1 (2007). [<http://www.biomedcentral.com/1741-7007/5/1>], consultado: 2 de diciembre de 2012.

Jablonka, E. & M.J. Lamb. *Epigenetic Inheritance and Evolution. The Lamarckian dimension*. Oxford: Oxford University Press. 1995.

Jablonka, E. & M.J. Lamb. "Epigenetic inheritance in evolution". *Journal of Evolutionary Biology*. 11 (1998): 159-183.

Jagers op Akkerhuis, G. *The Operator Hierarchy. A chain of closures linking matter, life and artificial intelligence*. Nijmegen: Radboud University. 2010.

Kalinka, A. T., K. M. Varga, D. T. Gerrard, S. Preibisch, D. L. Corcoran, J. Uwe Ohler, C. M. Bergman & P. Tomancak . "Gene expression divergence recapitulates the developmental hourglass model". *Nature*. 468.7325 (2010): 811-814.

Kauffman, S. "Antichaos and adaptation". *Scientific American*. 265.2 (1991): 78-84.

_____. *The Origins of Order: Self-Organization and Selection in Evolution*. New York: Oxford University Press. 1993.

_____. *At Home in the Universe. The Search for the Laws of Self-Organization and Complexity*. Oxford: Oxford University Press. 1995.

Koyré, A. *Newtonian Studies*. Cambridge: Harvard University Press. 1965.

Lamarck, J-B. *Recherches sur l'Organisation des Corps Vivans*. Centre de Recherche en Histoire des ciencias et des Techniques CRHST/CNRS. Paris, 2003.

_____. *Philosophie zoologique*. Paris, GF-Flammarion, Part. I, 1994. (présenté et annoté par André Pichot).

_____. *Filosofía zoológica*. Presentación de Adriá Casinos. Editorial Alta Fulla, 1986.

- Linde, M. "Natural Selection and Self-Organization: a Deep Dichotomy in the Study of Organic Form". *Ludus Vitalis*. 18.34 (2010): 25-56.
- Martínez, M. & E. Andrade. "Constreñimientos, variación evolutiva y planos corporales". *Signos Filosóficos*. 16.31 (2014).
- Maturana, H. & F. Varela. *The Tree of Knowledge. The Biological Roots of Human Understanding*. Boston: Shambala. 1992.
- Maxwell, J.C. "Letter to F. Galton 28 February 1870". *The Scientific Letters and Papers of James Clerk Maxwell: 1874-1879*. Cambridge: Cambridge University Press. 1990.
- Maynard-Smith, J. & E. Szathmary. "The Major Evolutionary Transitions". *Nature*. 374.16 (1995): 327-332.
- Maynard Smith, J., R.M. Burian, S. Kauffman, P. Alberch, J. Campbell, B. C. Goodwin, R. Lande, D. Raup & L. Wolpert. "Developmental constraints and evolution", *Quarterly Review of Biology*. 60.3 (1985); 265-287.
- Mayr, E. *Toward a New Philosophy of Biology*. Cambridge: Harvard University Press. 1988.
- _____. *What Makes Biology Unique. Considerations on the autonomy as a scientific discipline*. New York: Cambridge University Press. 2004.
- _____. *Por qué es única la biología. Consideraciones sobre la autonomía de una disciplina científica*. Traducción de José María Lebrón. Buenos Aires: Katz editores. 2006.
- Newman, S. A. & G. B. Müller. "Epigenetic Mechanisms of Character Origination". *Journal of Experimental Zoology*. 288 (2000): 304-317.
- Newton, I. "A Demonstration of the Being and Attributes of God". En: *The Works of Samuel Clarke*, London. 1997.
- Odling-Smee FJ, Laland KN, Feldman MW. *Niche Construction: The Neglected Process in Evolution*. Princeton: Princeton University Press. 2003.
- Oyama S. *The Ontogeny of Information: Developmental Systems and Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press. 1985.
- Oyama S., P.E. Griffiths & R.D. Gray. *Cycles of Contingency: Developmental Systems and Evolution*. Cambridge, MA: MIT Press. 2001.
- Packard, A.S. *Lamarck the founder of evolution. His life and work with translations of his writings on organic evolution*. New York: Longmans, Green, and Co..1901..
- Peirce, C.S. *The Architecture of Theories. La Arquitectura de las Teorías*. Traducción en español de Marínés Bayas. *The Monist* I, 2004.

- Pfennig D.W., M.A. Wund, E.C. SnellRood, T. Cruickshank, C.D. Schlichting, A. Moczek. "Phenotypic plasticity's impacts on diversification and speciation. Trends". *Ecology & Evolution*. 25.8 (2010): 459–467.
- Pigliucci, M. & C.D. Schlichtig. *Phenotypic Evolution. A reaction norm perspective*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc., Publishers.1998.
- Popov, I. "Orthogenesis versus Darwinism: The Russian case". *Revue d'histoire des sciences*. 2008.
- _____. "The Problem of Constraints On Variation, From Darwin to the Present". *Ludus Vitalis*. 17.32 (2009): 201-220.
- Prigogine, I. & I. Stengers. *Order out of Chaos. Man s new dialogue with nature*. New York: Bantam Books.1984.
- PrudHomme, Benjamin y Nicolas Gompel. "Genomic hourglass". *Nature*. 468.7325 (2010): 768-769.
- Reig, O. A. "Proposiciones para una solución al problema de la realidad de las especies biológicas". *Rev. Venez. Filos*. 11 (1979): 3-30.
- Richards, R.J. *The Meaning of Evolution. The Morphological Construction and Ideological Reconstruction of Darwin's Theory*. Chicago: University of Chicago Press. 1992.
- Ruse, M. "Charles Darwin and Artificial Selection". *Journal History of Ideas*. 36.2 (1975): 339-350.
- Salthe, S.N. *Development and Evolution. Complexity and Change in Biology*. Cambridge, Massachusetts: A Bradford Book. The MIT Press, 1993.
- _____. "Energy, Development, and Semiosis". *Semiosis, Evolution, Energy: Towards a Reconceptualization of the Sign*. Aachen: Shaker Verlag, 1999.
- _____. "The spontaneous origin of new levels in a scalar hierarchy". *Entropy*. 6 (2004): 327–343.
- _____. "Limits to Darwinism". *Ludus Vitalis*. 18.34 (2004): 227-235.
- Slack, J. "Conrad Hal Waddington the last Renaissance biologist?" *Nature Reviews Genetics*. 3 (2002); 889-895.
- _____. "Phylotype and Zootype". En: Hall, B. & W. Olson (Eds.) *Keywords and Concepts in Evolutionary Developmental Biology*. Cambridge: Harvard University Press. 2003.
- Schlichting, C.D. & A. W. Matthew. "Phenotypic plasticity and epigenetic marking: an assessment of evidence for genetic assimilation". *Evolution (International Journal of Organic Evolution)*. 68.3(2014) : 656–672.

- Swenson, R. "Emergent attractions and the law of maximum entropy production. Foundations to a theory of general evolution". *Systems Research*. 6 (1989): 187-197.
- Trut, L.N., I. Z. Plyusnina & I. N. Oskina. "An Experiment on Fox Domestication and Debatable Issues of Evolution of the Dog". *Russian Journal of Genetics*. 40.6 (2004): 644–655.
- Ulanowicz, R.E. *A Third Window: Natural Life beyond Newton and Darwin*. West Conshohocken, PA: Templeton Foundation Press. 2009.
- Venel, G.F. *Chymie. Encyclopédie ou Dictionnaire raisonné des sciences, des arts et de métiers par une société de gens de lettres*. Paris : Diderot D. et d'Alembert J. eds. 1753.
- Waddington, C.H. *The Strategy of the Genes*. London: Geo Allen & Unwin. 1957.
- _____. "Genetic assimilation". *Advances Genetics*. 10.8 (1961): 257-293.
- Wagner, G. & J. Draghi. "Evolution of Evolvability". En Pigliucci, M. y G. Müller (Eds.) *Evolution -The Extended Synthesis*. Cambridge: MIT Press. 2010.
- Wallace. "On the tendency of varieties to depart indefinitely from the original type". *The Collected Papers of Charles Darwin, Vol.II*. Chicago: The University of Chicago Press. 1858.
- West-Eberhardt, M.J. "Phenotypic plasticity and the origins of diversity". *Rev. Ecol. Syst.* 20 (1989): 249-78.
- _____. *Developmental Plasticity and Evolution*. Oxford: Oxford University Press. 2003.
- Whitehead, A. N. *Process and Reality*. Toronto: The Macmillan Company. 1969.
- Wimsatt, W.C. "Developmental constraints, generative entrenchment, and the innate-acquired distinction". *Integrating Scientific Disciplines*. (1986): 185-208.
- Wimsatt, W. & Schank, J. "Two Constraints on the Evolution of complex Adaptations and the Means for their Avoidance". *Evolutionary Progress*. Chicago: Chicago University Press, 1988.
- Whyte, L.L. *Internal Factors in Evolution*. London: Tavistock Publications. 1965.
- Wright, S. "The Roles of Mutation, Inbreeding, Crossbreeding and Selection in Evolution". *Proceedings of the Sixth Annual Congress of Genetics*. 1 (1986): 356-366.

