

RESTRICCIONES DE DESARROLLO Y SELECCIÓN NATURAL: UNA PERSPECTIVA TEÓRICA Y EPISTÉMICA DESDE LA TEORÍA DE LA COMPLEJIDAD

Vicente Dressino

Cátedra Antropología Biológica IV. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. La Plata. Argentina

PALABRAS CLAVE crecimiento; evolución; problemas teóricos; filosofía de la biología; teoría de la complejidad

RESUMEN La utilización del término “restricciones” (constraints) en biología incluye todos los niveles de organización y es aplicado a diversas disciplinas. Esto genera numerosas confusiones debido a la vaguedad del término en referencia a las distintas particularidades en que es utilizado. Y en general, no se justifica de forma adecuada por qué se utiliza este término y en qué sentido es usado. Asimismo, cuando se analiza el término “restricción” desde la perspectiva de la

complejidad, asume un significado más difuso. El objetivo del presente trabajo es realizar un análisis de los problemas teóricos que presenta el uso de las restricciones de desarrollo, su relación con otros tipos de restricciones y con el concepto de selección natural. Se concluye que el término “restricción de desarrollo” es innecesario y polisémico. Asimismo, su capacidad explicativa es dudosa y no corroborable con los métodos científicos actuales. *Rev Arg Antrop Biol* 15(1):37-46, 2013.

KEY WORDS growth; evolution; theoretical problems; philosophy of biology; complexity

ABSTRACT The use of the term “constraints” in biology includes all the organization levels and it is applied to different disciplines. Thus, the vagueness of the term in reference to the different particularities in which it is used has led to several confusions. In general, the reason why this term is used and the sense in which it is employed are not appropriately justified. Also, when the term “constraint” is analyzed from the perspective of complexity, its meaning is

even more diffused. The objective of the present work is to analyze the theoretical problems of the use of developmental constraints, their relation with other types of constraints, and with the concept of natural selection. It is concluded that the term “developmental constraint” is unnecessary and polysemic. Moreover, the explanatory power of the term is questionable and cannot be tested with current scientific methods. *Rev Arg Antrop Biol* 15(1):37-46, 2013.

La reiterada utilización del término “restricciones” (constraints) en relación a diferentes niveles de organización y con significados variables, produce una situación de desconcierto entre los biólogos. Su uso en las explicaciones evolutivas adquiere importancia a partir de la publicación de los Spandrels of San Marcos de Gould y Lewontin (1979). En ese trabajo se critica al programa adaptacionista utilizando las restricciones estructurales (spandrels) y se intenta explicar el origen de estructuras durante el desarrollo del plan estructural del organismo (bauplan) mediante la intervención de la selección natural, la adaptación y las restricciones.

Según Dressino et al. (2008) la problemática de las restricciones ha seguido dos caminos, por un lado, los intentos de sistematizar los sentidos en que se usa el término de acuerdo al nivel de organización estudiado (Gould, 1989, 2002; Antonovics y van Tienderen, 1991; Sarà, 1999). Y por el otro, su utilización en los estudios evolutivos como un término complementario al de selección natural (Antonovics y van Tienderen, 1991). No existe un acuerdo unánime acerca del

significado que posee este término, sin embargo, su persistencia en el tiempo puede ser explicada a partir de aspectos lógicos y semánticos no resueltos por la teoría sintética. La estrategia argumentativa que presupone la utilización de un término conflictivo en cuanto a su etimología y a su utilización como principio explicativo en un cuerpo teórico, puede entenderse asumiendo que los datos empíricos que resulten de difícil explicación para la teoría sean explicados sin poner en riesgo el resto de la estructura teórica. De esta forma se “preservaría” la teoría en general sin costos mayores y sin realizar cambios significativos en ella.

Financiamiento: Proyecto de Incentivos 11/N652. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. Argentina

Correspondencia a: Vicente Dressino. Calle 64 N°3. Laboratorio 12. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. 1900 La Plata. Buenos Aires. Argentina. E-mail: vdressino@gmail.com; vdress@fcnym.unlp.edu.ar

Recibido 24 Abril 2013; aceptado 19 Junio 2013

Otro aspecto relevante en el uso de las restricciones es el referido a su carácter polisémico y a su sinonimia. En efecto, como señala Sará (1999) cada disciplina utiliza el término “restricción” en sentidos y con significados diversos. Una consecuencia de esta polisemia es la ambigüedad y los problemas teóricos que esto implica. Estas características se acrecientan cuando son abordados desde una perspectiva compleja debido a que los elementos involucrados en una “restricción” serían numerosos y de difícil cuantificación. Es por ello que el objetivo del presente trabajo es realizar un análisis de los problemas teóricos que presenta el uso de las restricciones de desarrollo, su relación con otros tipos de restricciones y con el concepto de selección natural desde un marco teórico basado en la teoría de la complejidad.

Supuestos generales de la teoría de la complejidad

La biología tuvo un desarrollo importante con logros científicos difícilmente cuestionables bajo la óptica del reduccionismo científico, esto es, la idea que el conocimiento de las bases elementales de los sistemas vivos permitiría describir o interpretar gran parte de los procesos biológicos. Sin embargo, esta forma de interpretar la biología se enfrentó con la realidad del emergentismo que mostró que las propiedades de un sistema no pueden ser reducidas a las propiedades o procesos de sus partes esenciales. En este proceso surgen, como alternativas al reduccionismo, corrientes integracionistas que aportaron conceptos como el de autopoiesis (Varela y Maturana, 1973) y la(s) teoría(s) de la complejidad. La primera (autopoiesis) ha dejado una impronta en la biología del desarrollo que aún continúa. La segunda, la teoría de la complejidad, se encuentra en plena vigencia transformando la visión de los biólogos en sus diversas disciplinas. A modo de ejemplo, años atrás la genética se basaba en la descripción de genes y sus posibles funciones. Actualmente, si bien esa metodología de trabajo continúa siendo productiva, están cobrando importancia creciente los estudios de redes de genes interactuantes y sus funciones en conjunto. Conviene aquí aclarar que los estudios de redes forman parte de la teoría de la complejidad.

Si bien no son los objetivos de este trabajo realizar un estudio histórico del desarrollo de las ideas de complejidad, es conveniente señalar algunas de las corrientes actuales que se vinculan con la problemática de la biología y particularmente de la antropología biológica. En este sentido es reconocido el aporte primario de la teoría general de sistemas de von Bertalanffy (1950). Posteriormente surgen tres corrientes importantes con la epistemología de Piaget (1967a, b), la teoría de los sistemas disipativos de Prigogine (1961) y la visión de Morin (1980) desde la perspectiva antro-po-filosófica. Es reconocido especialmente por García (2006) que la teoría de Prigogine aportó el desarrollo matemático para el análisis de la complejidad mediante su teoría de los sistemas disipativos y que Piaget contribuyó con el desarrollo de los fundamentos epistemológicos complementándose ambas y constituyendo un conjunto teórico sólido. En este trabajo se utilizarán los aportes de García para comprender la complejidad, entendiendo que el mismo logra una síntesis entre la epistemología de Piaget y la matemática de Prigogine.

Según García (2006) un sistema complejo es “una representación de un recorte de la realidad compleja, conceptualizado como una totalidad organizada (de ahí la denominación de sistema) en la cual los elementos no son “separables” y por lo tanto no pueden ser estudiados aisladamente” (García, 2006:21). Y la necesidad de ese recorte es un reconocimiento que los sistemas complejos no tienen límites teóricos ni físicos claramente definibles. Una consecuencia de esta definición es que los elementos de un sistema complejo son interdefinibles. El autor reconoce así la dificultad inherente en el abordaje de la complejidad y por lo tanto, sugiere cierta “reducción” de dicha realidad para ser abordada en forma manejable. Por otra parte, la definición de complejidad de García se funda en la demostración experimental de Piaget que “no existen observables puros”, es decir, toda observación conlleva su carga teórica. Asimismo, como se reconoce la dificultad de establecer límites en los fenómenos complejos, el autor reconoce las “condiciones de contorno” o “condiciones de límites” para representar aquello que queda por fuera de los límites establecidos pero que, sin embargo, interacciona con lo que permanece dentro de los límites. Este concepto es relevante

en los estudios nutricionales llevados a cabo en antropología biológica, en donde la complejidad del individuo interacciona dinámicamente con la complejidad del entorno y de este proceso entre ambos, surgen una serie de repuestas (dependiendo de las condiciones) que oscilan entre la desnutrición y la sobrenutrición.

La lógica inherente de los sistemas complejos puede entenderse a partir del estudio de la dinámica de dichos sistemas. En efecto, García (2006) reconoce la diferencia entre niveles de procesos y niveles de análisis. En el primero por un lado, se hace referencia al “efecto local” sobre el medio físico o la sociedad que lo habita de otros procesos más amplios. Por otro lado, un nivel más general o “metaproceso” condiciona a los procesos anteriores y es de carácter regional o nacional y pueden estar influidos por los procesos de tercer nivel de carácter internacional. En este sentido, debe tenerse en cuenta que los estudios de García vinculaban las relaciones climáticas y ecológicas con la producción de alimentos en diversas poblaciones humanas. En lo referente a los niveles de análisis, el autor reconoce las dinámicas particulares y los actores diferentes de los tres procesos mencionados anteriormente aseverando que “el análisis de los procesos del tercer nivel, provee una explicación de los procesos de segundo nivel, el análisis de éste último provee una explicación de los procesos de primer nivel” (García, 2006:59).

Esta lógica explicada en forma sucinta lleva a la necesidad del trabajo interdisciplinario para la utilización de la metodología de sistemas complejos. Esto significa la necesidad de integración de diversas disciplinas en la que cada uno de los miembros sea experto en su propia área. Debe destacarse que el abordaje interdisciplinario se diferencia de los multidisciplinarios o transdisciplinarios, ya que en éstos últimos los investigadores se limitan a sumar su aporte al problema general. En tanto que en la investigación interdisciplinaria existe un acuerdo epistémico previo entre esos enfoques en la delimitación de la problemática anterior al comienzo de la investigación. En síntesis, si bien los equipos de investigación son multidisciplinarios la metodología de estudio de los sistemas complejos es interdisciplinaria.

Finalmente el marco conceptual de los sistemas complejos se sostiene en tres conceptos

fundamentales: el componente epistemológico, la estructuración de la realidad y las implicaciones metodológicas. El componente epistemológico, como se expuso anteriormente, proviene de la epistemología genética de Piaget la cual no desarrollaré por exceder ampliamente los objetivos del trabajo. En cuanto a la estructuración de la realidad comprende dos aspectos importantes: a- el reconocimiento de la estratificación del universo con distintos niveles de organización desacoplados en el sentido que las teorías desarrolladas para un nivel poseen la suficiente estabilidad como para no ser necesariamente invalidadas por descubrimientos o desarrollos en otros niveles y b- el universo es no lineal, esto es, evoluciona a través de discontinuidades estructurales y sucesivas reorganizaciones. Por último, las implicaciones metodológicas provienen del supuesto que los sistemas complejos son no descomponibles y por lo tanto, sus elementos no pueden ser separados y modificados de forma independiente, sin embargo, cada subsistema interactúa con los restantes. En síntesis, “...la comprensión cabal del funcionamiento de un sistema complejo requiere un análisis de la historia de los procesos que condujeron al tipo de organización (estructura) que presenta en un momento dado” (García, 2006:81).

Clasificación de las restricciones según las distintas áreas disciplinares

Como se mencionó anteriormente las restricciones son utilizadas para explicar una amplia gama de procesos biológicos. Así, las restricciones estructurales pueden considerarse como la resultante de un vasto espectro de restricciones internas. Dentro de estas últimas, las restricciones universales, se aplican a sistemas orgánicos compuestos de determinados materiales y provistos de una complejidad dada (tenseguridad) (Sarà, 1999). En este sentido, la tenseguridad es entendida como una característica resultante de las restricciones universales vinculada con el autoensamblaje de las estructuras biológicas. Una variante de este tipo de restricciones son las funcionales o de diseño por su supuesta relación con la selección natural (Rose y Lauder, 1996). A primera vista surge como evidente la relación existente entre las restricciones estructurales y las de desarrollo. Sin embargo, las restricciones

de desarrollo son el resultado de las interacciones genéticas, epigenéticas y de los campos morfogenéticos dando como resultado la auto-organización del organismo. En este sentido, las restricciones constituyen regiones del morfoespacio que son inaccesibles para el desarrollo del organismo (Olson, 2012).

En un intento por delimitar a esta clase tan compleja de restricciones, Maynard Smith et al. (1985) definieron la restricción de desarrollo como una anomalía de la producción de la variación del fenotipo o una limitación de la variabilidad fenotípica causada por la estructura, carácter, composición o dinámica del sistema de desarrollo. De esta definición se desprende por un lado, que las restricciones de desarrollo funcionarían dentro del primer nivel de la evolución darwiniana como productor de variación heredable; pero por el otro, que dicha variación heredable es debida a una anomalía. Y finalmente, los alcances de la definición son tan amplios que la misma involucra a un conjunto de sucesos prácticamente inabarcable.

Otro tipo de restricciones de uso en biología son las genéticas y están representadas por la influencia sobre el mecanismo genético de los transposones, retrotransposones, el aumento del tamaño del genoma, etc. Cabe mencionar que estos elementos también pueden actuar en las restricciones de desarrollo y esto, no hace otra cosa que demostrar los límites difusos entre ambos términos. Este problema se complejiza aún más al considerar las restricciones epigenéticas que constituyen otra categoría. Éstas representan disruptores de la información ambiental en la realización del fenotipo. Así, los modificadores epigenéticos (por ejemplo, las hormonas) estabilizan la expresión y aseguran que los patrones de metilación del ADN y modificación de las histonas se reinstalan en las células a medida que se dividen (Bergman y Cedar, 2013; Cantone y Fisher, 2013). Ejemplos de este tipo de restricciones, que han cobrado importancia en los últimos años, son las epimutaciones, las paramutaciones, el silenciamiento génico, las metilaciones del ADN, etc.

Las restricciones comportamentales representarían un puente que relaciona las restricciones vistas anteriormente con las ecológicas o ambientales. El fundamento de esta aseveración es que las restricciones genéticas, de desarrollo

y epigenéticas al ser determinantes en la estructura y organización funcional del fenotipo, condicionan a su vez los patrones de conducta. De esta manera, las restricciones comportamentales pueden definirse como los cambios que el organismo lleva a cabo en su relación con el hábitat por modificaciones en los patrones conductuales del instinto y de las restricciones de desarrollo por el aprendizaje. A modo de síntesis, se pueden observar las relaciones que este tipo de restricción mantiene con las expuestas hasta ahora y por lo tanto, que cualquiera de las restricciones analizadas puede fácilmente estar incluida dentro del dominio de las restantes. Esto supone un problema epistemológico a la hora de determinar criterios de delimitación entre ellas.

Finalmente, restan dos clases estrechamente vinculadas de restricciones, a saber, las filogenéticas y las selectivas. Las primeras representan todo resultado o componente de la historia filogenética de un linaje que altera el “curso evolutivo previsto” de aquel linaje (McKittrick, 1993). En esta definición se puede apreciar claramente un problema respecto a la aseveración “curso evolutivo previsto” de un linaje denotando un determinismo evolutivo. Así planteado, este concepto presenta numerosos problemas, por ejemplo, cómo puede determinarse el curso evolutivo de un linaje. Por otra parte, esta “previsión evolutiva” va en contra de un concepto central de la teoría sintética, el azar. Y por lo tanto, contradice a la otra clase de restricción, las selectivas. Estas últimas están compuestas por aquellos factores azarosos y contingentes que alteran el accionar de la selección natural. Por ejemplo, la deriva genética, el aislamiento, el cuello de botella, la migración, etc. Por lo expuesto anteriormente se desprende que las restricciones filogenéticas se contraponen en su accionar a las restricciones selectivas. En cambio, la relación entre ambos tipos de restricciones radica en que cuando actúan las restricciones filogenéticas, pueden actuar también restricciones selectivas para modelar el “curso evolutivo previsto de un linaje”. Finalmente, cabe señalar que las restricciones filogenéticas y de desarrollo guardan estrecha relación ya que el desarrollo constituye un componente fundamental de toda línea filogenética.

De esta breve clasificación se puede concluir que los distintos tipos de restricciones conside-

rados presentan fuertes interdigitaciones y que cualquiera de ellos puede ser catalogado como un componente de los restantes. Esto debilita la aseveración de Sarà (1999) acerca del accionar en red de las restricciones, ya que esto presupone la aceptación de una clara distinción entre diversas clases de restricciones, aspecto que no se deduce de lo previamente expuesto.

Las diversas problemáticas planteadas sobre las restricciones, pueden ser vinculadas con una carencia de la perspectiva de la complejidad. En efecto, a modo de ejemplo, la propuesta de Sarà mencionada anteriormente sobre el accionar en red de las restricciones, supone la aceptación implícita que pueden existir en un momento dado múltiples restricciones actuando en forma conjunta, alejando de esta manera al sistema de su estado de equilibrio. Surge una pregunta ¿cómo evaluar el impacto de una restricción teniendo en cuenta que la misma posee un efecto multiplicador? Efectivamente, lo que se considera una restricción en realidad no es un factor puntual que afecta a un sistema, sino que puede afectar a una multiplicidad de órganos o sistemas. Y a su vez, éstos pueden exhibir resultados que son superiores a la suma de los efectos individuales debido a la acción sinérgica de los mismos. A modo de ejemplo, la desnutrición como restricción produce un efecto multiplicador sobre la totalidad de la economía orgánica.

Las restricciones de desarrollo

Como se puede desprender de lo visto anteriormente una forma de entender a las restricciones es como toda desviación respecto de “lo esperado”. Esto presenta dos problemas: el primero es qué entendemos en biología por “lo esperado”. Desde el punto de vista del desarrollo se “espera” que un embrión humano cumpla con los requerimientos de todo *Homo sapiens* respecto a su organización morfológica y funcional. Sin embargo, existen contradicciones acerca de esta acepción entre distintos autores (Narita y Kuratani, 2005; Sansom, 2009; Olson, 2012; Sanger et al., 2012). El segundo problema se vincula con una concepción estadística vinculada con la variabilidad (para una revisión histórica ver Popov, 2009). Así, a modo de ejemplo hipotético, desde la perspectiva poblacional se “espera” que el promedio de peso

al nacimiento en una población urbana de humanos se encuentre, por ejemplo, en los 3,500Kg con un desvío determinado por los estándares de dicha población. Pero esta forma de conceptualizar las restricciones constituye un límite al concepto de variabilidad poblacional. Esto es así, porque si un rasgo se desplaza de ciertos límites, en lugar de considerar la posibilidad de que la variabilidad sea mayor a la esperada se recurre prematuramente a considerar la acción de una restricción.

Las dificultades derivadas del uso indiscriminado de las restricciones son fácilmente comprensibles cuando se analiza la complejidad de los procesos de desarrollo. En efecto, durante la gestación de un embrión actúan numerosos procesos fundamentales como los de hiperplasia, hipertrofia, hiperplasia con hipertrofia, heterocronía, etc. Cualquier elemento que altere mínimamente a algunos de ellos tendrá como consecuencia la existencia de un organismo con características diferenciales respecto al promedio poblacional ¿Puede esto justificar la utilización del término “restricción”? Una posibilidad es considerar a las restricciones como un sinónimo del término “canalización del desarrollo” (Waddington, 1942). Sin embargo, existe una diferencia conceptual entre ambos términos consistente en que las “restricciones” son limitantes respecto al desarrollo de un fenotipo, mientras que las “canalizaciones” no limitan en el sentido estricto del término, sino que encauzan o guían el desarrollo del fenotipo en un paisaje epigenético dado. Por otra parte, el término “restricción” es coherente con su origen etimológico, es decir, “restricción” deriva del vocablo latino “stringere” que significa “apretar” y obviamente se relaciona con un accionar disruptivo (Gould, 1989, 2002). Por lo tanto, las diferencias entre ambos conceptos son claras.

En función de lo argumentado anteriormente, Richardson y Chipman (2003) aseveran que la terminología utilizada para dar cuenta de las restricciones de desarrollo es confusa y que no existe acuerdo metodológico que permita refutar de manera adecuada las hipótesis de las restricciones de desarrollo. En este sentido, son claras las limitaciones del método estadístico para refutar una hipótesis de restricción. Así, según Klingenberg (2005) existen considerables dificultades técnicas y estadísticas para llevar

a cabo diseños experimentales rigurosos que permitan testear una hipótesis de restricción de desarrollo. Sin embargo, esto no representa un obstáculo para que el autor siga considerando la existencia de restricciones. Esta contradicción argumentativa puede deberse al problema semántico derivado de la falta de una definición adecuada. Esto es reconocido por Sarà (1999), cuando afirma que “a pesar de lo amplio, enmarañado y confuso de este término”, su utilización permite una mejor comprensión del patrón evolutivo como resultado de una red de causas interactuantes en forma integrada. Sin embargo, es contradictorio afirmar que un término amplio, enmarañado y confuso pueda tener valor explicativo para la comprensión del patrón evolutivo.

Los procesos de crecimiento y desarrollo presentan una complejidad que constituye un fuerte desafío para la conceptualización de “restricción” debido a que, como se mencionó anteriormente, se interdigitan varios niveles de organización y diferentes procesos que resultan extremadamente complejos de testear experimentalmente. Continuando con esta línea argumental, Sansom (2009) propone la expresión de “jerarquía de restricciones” y este concepto es relevante debido a que la variación producida por una restricción puede desencadenar otras restricciones a niveles jerárquicamente inferiores. Asimismo, la sumatoria de pequeñas restricciones podría generar restricciones a niveles jerárquicos superiores. Así, por ejemplo, malformaciones jerárquicamente inferiores, como pueden ser ciertas anomalías en los dedos de las manos sumados a procesos teratogénicos de miembros, etc. podrían conducir a la inviabilidad del feto o del neonato constituyendo una restricción jerárquicamente mayor. Y este aspecto, es compatible con la estructura de la teoría de los sistemas complejos propuesta por García (2000, 2006) que propone que en un sistema complejo la alteración de un sistema en equilibrio repercute en la trama de sistemas asociados directa o indirectamente. En síntesis, por lo argumentado anteriormente, se desprende que la fundamentación epistemológica de todo estudio de restricción debería surgir de trabajos interdisciplinarios como consecuencia de su naturaleza compleja.

Para el caso de organismos en crecimiento en ambientes nutricionalmente adversos pode-

mos identificar el accionar sinérgico de varios tipos de canalizaciones del desarrollo. Para el caso específico de la desnutrición existen en la bibliografía numerosos datos experimentales que indican el efecto de retraso sobre prácticamente todas las variables estudiadas en mamíferos. Siguiendo con la clasificación de Sarà actuaría una restricción ecológica o ambiental sobre los procesos de crecimiento y desarrollo, que sería una causa necesaria pero no suficiente para la explicación del fenómeno. Así, en la alteración de una trayectoria de crecimiento interactúan la modificación de la canalización del crecimiento, un cambio en los procesos epigenéticos -de especial importancia en las restricciones nutricionales-, una modificación en procesos fisiológicos como el metabolismo basal e intermedio, etc. En función de la argumentación expuesta anteriormente, resulta sumamente difícil separar experimentalmente los distintos niveles de análisis entre las restricciones genéticas, epigenéticas, fisiológicas y ecológicas. En realidad la desnutrición altera la homeostasis del sistema con las consecuencias concomitantes e inmediatamente, comienzan a funcionar los mecanismos de homeorresis destinados a retomar el equilibrio coordinado del sistema para canalizarlo fluidamente durante el transcurso de la ontogenia. Ambos mecanismos -homeostasis y homeorresis- interactúan con los innumerables factores en juego y con la potenciación sinérgica entre ellos. Es indudable que la resolución experimental de semejante problema sólo puede ser parcial o incompleta. Este ejemplo muestra la dificultad de medir con exactitud cada factor aisladamente para considerarlo como una “restricción” dado el carácter multidimensional que por definición, constituye toda desnutrición.

Otro aspecto importante de las restricciones de desarrollo es su relación con la evolución en general y con la selección natural en particular, que constituye un tema muy controvertido. En este sentido, Gould (1989:516) asevera “Since orthodox evolutionary theory is functionalist, constraints attain their most important positive meaning as channels of change imposed by historical and formal determinants, rather than by immediate natural selection”. Continuando con su argumentación Gould afirma que “...“constraint” is used as a description for any casual change, reasoning that any cause directs chan-

ge down one path rather than another and that any direction counts as a “constraint”. Thus, we have selective constraints when adaptation prevails, developmental constraints when ontogeny directs, and even physiological constraints when hearts enlarge in villages on mountaintops” (Gould, 1989:516).

Dos aspectos pueden ser tenidos en cuenta de las consideraciones anteriores: por un lado, Gould conceptualiza a las restricciones en un sentido positivo como canales de cambio. Por otro lado, las diferencias entre las restricciones selectivas, de desarrollo o fisiológicas dependen del enfoque metodológico y de los objetivos con que se aborde el estudio. Una vez más, la problemática metodológica en el estudio y consideración de las restricciones parece ser un elemento clave. Es decir, la restricción representaría una herramienta metodológica que proporcionaría un elemento heurístico para analizar los fenómenos, pero de ahí no puede suponerse que exista algo así como una restricción independiente de otra porque sería pasar del plano metodológico al ontológico.

Retomando lo expuesto anteriormente respecto al caso del desarrollo bajo condiciones nutricionales adversas, podemos apreciar que la propuesta anterior de Gould es de poca utilidad debido a la vaguedad del concepto de “restricción”. Asimismo, el análisis de la definición de Maynard Smith et al. (1985) vista más arriba, tampoco nos permite entender el caso de la restricción de desarrollo y su complejización bajo condiciones ambientales. La controversia planteada muestra claramente las dificultades existentes para determinar la presencia de una restricción de desarrollo y su relación con una restricción selectiva. Esto no significa desconocer la importancia evolutiva del desarrollo, sino la incapacidad explicativa del concepto de restricción y su proyección evolutiva. Al respecto, Maynard Smith et al. (1985:275) reconocen los límites difusos entre restricciones de desarrollo y fuerzas selectivas al aseverar que “Although there are clear cases in which one label is preferable to the other, many constraints involve an interacting mixture of developmental and selective factors”.

Otra propuesta que continua con esta confusión conceptual es la de Narita y Kuratami (2005) que definen a las restricciones de de-

sarrollo como toda vía que limita los cambios fenotípicos durante la evolución. Si tomamos literalmente esta afirmación las restricciones de desarrollo posibles serían extremadamente amplias. Continuando con su argumentación, los autores aseveran que “...in the developmental constraint view, the production of phenotypic variations is assumed to be limited by certain unknown developmental restrictions: hexapod or octapod animals are supposed to be rarely produced because of limitations in the possible developmental patte” (Narita y Kuratami, 2005:92). Finalmente y ante la debilidad de los argumentos, los autores reconocen la dificultad que existe para distinguir las restricciones reales de los efectos de los patrones de desarrollo.

Por otra parte, Zelditch et al. (1990) son conscientes de la problemática que presentan las restricciones de desarrollo y sostienen que la confusión se debe al supuesto que las restricciones son compartidas por todos los taxa bajo estudio. Y afirman que “...the constraints would not be expected to yield common phenotypic outcomes unless the same set of constraints acts within each taxon of the lineage in question” (Zelditch et al., 1990:1738). De esta forma admiten que las restricciones de desarrollo pueden variar dentro de las poblaciones. Esto evidentemente supone un reconocimiento de las particularidades intrapoblacionales de las restricciones y por lo tanto de la variabilidad a niveles de agrupamientos mayores tales como especies o géneros. Asimismo, en su análisis de la variación craneofacial del género *Sigmodon* (Rodentia, Muridae), los autores afirman que “...all covariances can be construed as “developmental” in origin, even those caused by the direct effect of bones and muscles upon each other during use since the responses of bones to forces imposed by environmental agents, or at articulating surfaces, involve morphogenetic processes of bone deposition and resorption. Instead of categorizing constraints as “genetic”, “developmental”, “functional”, “architectural”, etc., it may be more useful to identify the specific processes responsible for integration” (Zelditch et al., 1990:1744). Esta aseveración constituye una clara crítica a la sistematización de las distintas restricciones como la propuesta por Sarà (1999) antes citada.

En el intento de delimitar o identificar qué

puede entenderse por restricción de desarrollo, Galis (1999) recurre a un modelo que relaciona número de vértebras cervicales en mamíferos y cáncer. El autor asevera que el número de dichas vértebras es constante y que esta pérdida de variación -respecto a la variabilidad observada en reptiles y aves- se debe a las restricciones de desarrollo, por ejemplo cambios en la expresión de los genes Hox que conducen a cambios en el número de vértebras cervicales. Estos genes Hox están asociados con problemas neurales y con una susceptibilidad aumentada para casos de cáncer infantil y muertes al nacimiento. Curiosamente estas características son marcadamente menores en reptiles y aves. De esta manera, el autor afirma que parece existir una restricción evolutiva hacia la variabilidad disminuida en la región cervical de mamíferos. Cabe preguntarse en este punto, si es adecuado considerar a las mutaciones que dieron por resultado una disminución de la variabilidad en el número de vértebras en correlación con una fuerte incidencia de cáncer infantil y muertes al nacimiento. Evidentemente se trataría de un caso de selección en contra de los ejemplares que presentan variabilidad y por qué entonces llamarlo restricción si esos ejemplares no logran sobrevivir. Por lo tanto, un término más apropiado sería el de inviabilidad. Y este punto, resulta ser clave para comprender la relación entre restricción y selección natural que surge en la literatura.

Solapamiento entre los términos restricción de desarrollo y selección natural

Como se señaló en el párrafo anterior parece existir una sobreposición entre los conceptos de "restricción" y "selección natural". Esta situación es poco comprensible y aumenta el grado de desconcierto respecto de la utilización del término "restricción". Según Sarà (1999) las restricciones de desarrollo representarían un fenómeno opuesto al de selección natural. El autor asevera que las restricciones de desarrollo son producto de la dinámica de la red genética que actúa en el contexto de los campos morfogenéticos y por lo tanto, representan el resultado interactivo de la autoorganización. Y estos campos morfogenéticos representan

la fuente de las restricciones filogenéticas y por lo tanto, del cambio del patrón macroevolutivo. Es evidente que Sarà diferencia entre un proceso creativo o canalizado de cambio evolutivo respecto de un cambio restrictivo o eliminativo como el de selección natural. En este sentido, para Sarà las restricciones están más vinculadas con el sentido positivo de la selección natural -tal como fuera propuesto por Darwin en el Origen de las especies-, es decir, con el concepto de canalización de Waddington y con el sentido positivo de Gould, vistos anteriormente.

Un aporte interesante para el esclarecimiento de este problema proviene del campo de la filosofía. Así, Amundson (1994) contraponiéndose al argumento de Sarà sostiene que las restricciones de desarrollo son restricciones sobre el proceso de adaptación. Y que los biólogos del desarrollo, a diferencia de los biólogos evolutivos, intentan explicar el origen de la forma orgánica, por lo tanto, el explanandum es la forma y no la función que esta forma cumple, es decir, la adaptación. Si adoptamos la perspectiva de Amundson parecería claro que el aparente solapamiento entre restricción de desarrollo y selección natural deja de ser problemático. Por lo tanto, sólo quedaría preguntarnos acerca de por qué introducir un concepto conflictivo como el de restricción. Sin embargo, la propuesta de Amundson no parece resolver el problema debido a que propone que la selección natural también actúa como una fuerza explicativa del origen de la forma orgánica. Y a partir de la enorme bibliografía publicada sobre la selección natural desde Darwin, queda claro que la misma no "origina" formas, simplemente actúa sobre la variabilidad existente. Por otra parte, Shanahan (2008) se opone a considerar a la selección natural y a las restricciones como causas distintas del cambio evolutivo. El autor argumenta que la distinción entre ambos conceptos es problemática porque los efectos atribuidos a las restricciones son explicadas de forma más parsimoniosa que las referidas a la selección.

En este punto podemos argumentar que tanto las restricciones de desarrollo como la selección natural son esencialmente restrictivas. Además, podría afirmarse que la selección natural constituye una restricción de límites abarcativos impensados. Esto no significa que

se coincida en asumir el estatus de ubicuidad o de fuerza multipropósito que posee la selección natural de manera acrítica; sino que los biólogos del desarrollo y los sintéticos utilizan de manera análoga ambos conceptos. Este argumento se ve parcialmente fortalecido por Antonovics y van Tienderen (1991) al aseverar que si se concibe la evolución por selección natural como un modelo nulo, la selección natural se convierte en una restricción. Y como fuera mostrado por Dressino et al. (2008), si las restricciones constituyen hipótesis ad-hoc y la selección natural se convierte en una restricción, luego desde la perspectiva epistémica también representaría un caso de este tipo de hipótesis ad-hoc.

CONCLUSIONES

A lo largo del presente trabajo se ha argumentado acerca de las limitaciones y equívocos en la utilización del término “restricción” en biología en general y en antropología del crecimiento y desarrollo en particular. A esta deficiencia se agrega la distorsión producida al considerar a la selección natural como una restricción. Se ha mostrado incluso su utilización como términos análogos, independientemente que los alcances de ambos sean claramente diferentes. Por otra parte, aún aceptando el concepto de restricción de desarrollo, la explicación basada en este principio no puede dar cuenta de la complejidad observada en los procesos de desarrollo. Esta última situación compromete fuertemente la validez del concepto.

Por otra parte, el abordaje desde la teoría de la complejidad presupone la modificación de los fundamentos teóricos y metodológicos en el estudio de las restricciones. En efecto, los trabajos sobre restricciones se sustentan en una definición o conceptualización muy simple del término (ajuste o apretar) como fundamento para el planteo de hipótesis de investigación y la aplicación de herramientas estadísticas convencionales para su testeo. Y como se mencionó anteriormente, la perspectiva de la teoría de la complejidad presupone a priori el acuerdo sobre el planteo epistémico que guiará la investigación.

Los datos analizados permiten concluir que las restricciones de desarrollo no cuentan con una justificación empírica ya que, como se ar-

gumentó, numerosos autores reconocen la imposibilidad de aplicar diseños experimentales adecuados. En relación con lo anterior, tampoco se cuenta con una metodología estadística conveniente que permita separar los efectos de sinergia entre variables, de la variación intrínseca de las variables en estudio. Cabe mencionar que la aplicación de estadística multivariada para estudiar las restricciones del desarrollo ha mostrado graves fallas reconocidas por la mayoría de los autores.

Por otra parte, es notable la confusión terminológica respecto a las restricciones de desarrollo. Una consecuencia directa de esta situación es que parecería que cada investigador utiliza el concepto con un significado acorde a los intereses vinculados con sus investigaciones. Asimismo, el reconocimiento de las particularidades intra e interespecíficas de lo que puede ser conceptualizado como restricción de desarrollo, introduce un escollo para su utilización como un concepto teórico general. En este sentido, su utilización como sinónimo de selección natural refleja la incapacidad explicativa de este último término y además, constituye un reflejo de los problemas teóricos vinculados con el alcance del concepto en el marco de la teoría sintética. La línea argumental que pretendo seguir en este caso es la siguiente: si la selección natural es un principio necesario y suficiente para la explicación de cualquier fenómeno evolutivo, para qué recurrir a la utilización de un concepto de menor peso para explicar procesos vinculados con las restricciones del desarrollo. Esta reflexión deja un camino abierto para análisis más profundos que involucren no solamente al principio de selección natural sino también a la misma teoría sintética. Finalmente, por lo visto a lo largo del trabajo, se concluye que el término restricción de desarrollo es innecesario y polisémico. Asimismo, su capacidad explicativa es dudosa y no corroborable con los métodos científicos actuales.

AGRADECIMIENTOS

El autor desea agradecer los interesantes comentarios críticos de la Dra. Susana Gisela Lamas durante la realización del trabajo y los comentarios de dos evaluadores anónimos que permitieron una mejora sustancial del manuscrito original.

LITERATURA CITADA

- Amundson R. 1994. Two concepts of constraint: adaptationism and the challenge from developmental biology. *Philosophy of Science* 61:556-578.
- Antonovics J, van Tienderen PH. 1991. Ontoecogenophylo-constraints? The chaos of constraint terminology. *TREE* 6(5):141-142.
- Bergman Y, Cedar H. 2013. DNA methylation dynamics in health and disease. *Nature Structural & Molecular Biology* 20(3):274-281.
- Bertalanffy von L. 1950. An outline of general system theory. *British Jnl for the Philosophy of Sci* 1(2):134-165.
- Cantone I, Fisher AG. 2013. Epigenetic programming and reprogramming during development. *Nature Structural & Molecular Biology* 20(3):282-289.
- Dressino V, Lamas SG, Denegri GM. 2008. Restricciones, desarrollo, selección natural y adaptación: errores conceptuales de las restricciones y su posible relevancia evolutiva. En: Martins RA, Silva CC, Ferreira JMH, Martins LACP, editores. *Seleção de Trabalhos do 5º Encontro, Filosofia e História da Ciência no Cone Sul*. Campinas: Associação de Filosofia e História da Ciência do Cone Sul (AFHIC). p 447-453.
- Galis F. 1999. Why do almost all mammals have seven cervical vertebrae? *Developmental constraints, Hox genes, and cancer*. *J Exp Zool B* 285:19-26.
- García R. 2000. El conocimiento en construcción: de las formulaciones de Jean Piaget a la teoría de los sistemas complejos. Barcelona: Gedisa.
- García R. 2006. Sistemas complejos: conceptos, método y fundamentación epistemológica de la investigación interdisciplinaria. Barcelona: Gedisa.
- Gould SJ. 1989. A developmental constraint in *Cerion*, with comments on the definition and interpretation of constraint in evolution. *Evolution* 43(3):516-539.
- Gould SJ. 2002. The structure of evolutionary theory. Cambridge: Belknap Press.
- Gould SJ, Lewontin R. 1979. The spandrels of San Marco and the panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proc R Soc B* 205(1161):581-598.
- Klingenberg CP. 2005. Developmental constraints, modules and evolvability. En: Hallgrímsson B, Hall BK, editores. *Variation*. San Diego: Academic Press.
- Maynard Smith J, Burian R, Kauffman S, Alberch P, Campbell J, Goodwin B, Lande R, Raup D, Wolpert L. 1985. Developmental constraints and evolution. A perspective from the Mountain Lake conference on development and evolution. *The Quarterly Review of Biology* 60(3):265-287.
- McKittrick MC. 1993. Phylogenetic constraint in evolutionary theory: has it any explanatory power? *Annu Rev Ecol Syst* 24:307-330.
- Morin E. 1980. *La Méthode*. Tome 2: *La vie de la vie*. Paris: Editions du Seuil.
- Narita Y, Kuratani S. 2005. Evolution of the vertebral formulae in mammals: a perspective on developmental constraints. *J Exp Zool B* 304:91-106.
- Olson ME. 2012. The developmental renaissance in adaptationism. *TREE* 27(5):278-287.
- Piaget J. 1967a. *Biologie et connaissance*. Paris: Gallimard.
- Piaget J. 1967b. *Logique et connaissance*. Paris: Gallimard.
- Popov I. 2009. The problem of constraints on variation, from Darwin to the present. *Ludus Vitalis* 17(32):201-220.
- Prigogine I. 1961. *Introduction to thermodynamics of irreversible processes*. New York: J Wiley & Sons.
- Richardson MK, Chipman AD. 2003. Developmental constraints in a comparative framework: a test case using variations in phalanx number during amniote evolution. *J Exp Zool B* 296:8-22.
- Rose M, Lauder GV. 1996. *Adaptation*. California: Academic Press.
- Sansom R. 2009. The nature of developmental constraints and the difference-maker argument for externalism. *Biol Philos* 24:441-459.
- Sanger TJ, Mahler DL, Abzhanov A, Losos JB. 2012. Roles for modularity and constraint in the evolution of cranial diversity among *Anolis lizards*. *Evolution* 66(5):1525-1542.
- Sarà M. 1999. New perspectives on the role of constraints in evolution. *Rivista di Biologia/Biology Forum* 92:29-52.
- Shanahan T. 2008. Why don't zebras have machine guns? *Adaptation, selection, and constraints in evolutionary theory*. *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences* 39(1):135-146.
- Varela FJ, Maturana HR. 1973. *De máquinas y seres vivos: una teoría sobre la organización biológica*. Santiago de Chile: Editorial Universitaria.
- Waddington CH. 1942. Canalization of development and the inheritance of acquired characters. *Nature* 150:563-565.
- Zelditch ML, Straney DO, Swiderski DL, Carmichael C. 1990. Variation in developmental constraints in *Sigmodon*. *Evolution* 44(7):1738-1747.