

8 Evolución Cultural, Filosofía y Docencia

8.1

Partes y Funciones en el Desarrollo y la Evolución. Hacia un Darwinismo Sistémico

Arantza Etxeberria¹ y Laura Nuño de la Rosa²

¹Departamento de Lógica y Filosofía de la Ciencia. Universidad del País Vasco UPV/EHU Avda de Tolosa 70, 20018 Donostia-San Sebastián. ²Departamento de Filosofía I (Metafísica y Teoría del Conocimiento), Universidad Complutense de Madrid, Facultad de Filosofía, Ciudad Universitaria 28040, Madrid, y IHPST Universidad París 1-Sorbona. Rue du Four, 13, 75006, Paris

RESUMEN

La filosofía de la biología que emerge de la Síntesis Moderna ha tratado de eliminar el problema de la teleología (el hecho de que organismos y sus partes estén gobernados por fines o propósitos) apelando a la selección natural. Llevado al extremo, este enfoque mantiene que las partes de los organismos deben identificarse en términos de funciones, que a su vez sólo pueden explicarse apelando a la selección natural. En este artículo consideramos cómo aparecen las distintas concepciones de parte y función en el marco del darwinismo clásico y en el de la nueva síntesis propuesta por la biología evolutiva del desarrollo. Como veremos, el nuevo darwinismo sistémico ejercitado por la evo-devo conlleva dos implicaciones fundamentales: la disociación de los problemas de parte y función, y la reconceptualización de la noción de función biológica.

1. INTRODUCCIÓN

El darwinismo constituye el principal marco filosófico y científico de las ideas que articulan el pensamiento sobre la naturaleza de la vida en torno al hecho de la evolución. Por ello, este programa ha adquirido un carácter central y organizador de la investigación biológica, que trasciende la mera reinterpretación del legado de Darwin y requiere ampliar y redefinir los problemas a resolver a medida que se conforman y desarrollan los diferentes campos de estudio. Es el caso del origen de la vida, la ecología o la genómica, ámbitos que pudieron no ser centrales en la formulación inicial de la teoría evolutiva pero que hoy son ya ingredientes esenciales de la misma. Puede decirse, así, que el propio darwinismo constituye un paradigma científico en constante evolución, y es interesante constatar que, a diferencia de lo que ha sucedido en otras ciencias como la física, las

frecuentes demandas de ampliación o reformulación del planteamiento general raramente implican una revolución o ruptura radical.

El propósito de este artículo es la revisión histórico-filosófica de los conceptos de forma y función en el darwinismo para mostrar, por un lado, algunas dificultades que se derivan de su tratamiento en la llamada Síntesis Moderna (que a partir de los años 40 y 50 agrupó diferentes disciplinas biológicas en torno a la teoría de la evolución) y, por otro, por qué ciertos aspectos que son relevantes para la biología actual requieren un enfoque distinto, más sistémico, de estas cuestiones.

Las historias de la biología articuladas en el marco de la Síntesis Moderna (SM) consideran que la genética de poblaciones pudo resolver problemas fundamentales de la evolución separando los problemas de la herencia y el desarrollo. Mientras que la teoría mendeliana de la herencia se introdujo sin problemas en el andamiaje conceptual del darwinismo, el problema del desarrollo se puso entre paréntesis. Esto supuso un abandono, en principio provisional, de la consideración del papel de la ontogénesis en la evolución (que antes había sido el principal objeto de la morfología evolucionista), y la adopción mayoritaria de una definición fundamentalmente genética de los organismos. En consecuencia, el estudio de la forma orgánica quedó desatendido durante varias décadas y, a efectos evolutivos, los rasgos estructurales de los organismos se consideraron supeditados a la función que desempeñan en virtud de presiones selectivas externas.

Sin embargo, el olvido de la embriología resultó a la larga en una línea de investigación insatisfactoria y diferentes razones inciden en señalar la necesidad de atender a los procesos auto-organizativos complejos en la formación de los organismos. Algunas de ellas tienen que ver con el interés renovado en adquirir una visión más sistémica de los organismos, como pone de manifiesto el auge reciente de la biología de sistemas. Por su parte, la biología evolutiva del desarrollo (más conocida como evo-devo) recupera el papel de los procesos ontogenéticos en la evolución, y revaloriza las explicaciones centradas en la forma.

La teoría sintética ha tendido a considerar que los organismos se diversifican morfológicamente a medida que se adaptan a nuevos nichos ecológicos, ofreciendo una respuesta marcadamente funcionalista al problema de cómo se generan materialmente las formas o estructuras biológicas: si los cambios morfológicos sufridos por los organismos a lo largo de su historia se estudian únicamente en tanto que productos de la selección de variaciones surgidas al azar, se considera que las partes surgen para cumplir un cierto papel útil para la adaptación a su entorno. El problema es que, de este modo, se blinda la entrada a la biología evolutiva a toda una serie de investigaciones que podrían arrojar luz sobre los procesos de generación de formas. La perspectiva de la evo-devo trata de completar este aspecto de la teoría: para avanzar en el programa darwinista de estudio de la evolución de la vida en la Tierra, es fundamental comprender *cómo* se generan las variaciones sobre las que la selección natural opera a distintos niveles (véase, a este respecto, el trabajo de E. Jablonka y M. Lamb).

En este artículo examinamos, en primer lugar, la influencia de los problemas planteados por la teología natural y la sistemática en la

redefinición de los conceptos de forma y función en la obra de Darwin, en contraposición con el significado que se les atribuía en la tradición continental. A partir de aquí, analizamos cómo la vía de investigación abierta por la evo-devo propone un replanteamiento filosófico de los problemas de la identificación de las partes y las funciones de los organismos, recuperando el espíritu filosófico de la morfología continental. Por un lado, la evo-devo cuestiona los supuestos de la concepción heredada de la SM, pues trata de explicar las características de las partes orgánicas en base a los procesos ontogenéticos que las generan. Por otro lado, proponemos una revisión de la noción filosófica de *función* biológica que haga posible que, en lugar de estar supeditada a la selección natural, se constituya en un elemento conceptual clave para explicar la organización de los seres vivos.

Esta concepción sistémica de las partes de los organismos y de sus funciones biológicas permitiría aunar dos perspectivas de la vida a veces disonantes en las diferentes disciplinas biológicas, la evolutiva y la organizacional (5), en el marco de un nuevo “darwinismo sistémico” (9).

2. FORMA Y FUNCIÓN EN DARWIN

La biología predarwinista estuvo atravesada por multitud de discusiones en torno al rol desempeñado por la forma y la función en la explicación de la diversidad y la semejanza de las morfologías orgánicas. A lo largo de la primera mitad del siglo XIX, las posiciones teóricas de los naturalistas oscilaron entre dos grandes polos explicativos: las *condiciones de existencia* y la *unidad de tipo*. Encabezadas por Georges Cuvier, las teorías del primer grupo se centraban en las diferencias que caracterizan a los distintos planes de organización animal, basados en requerimientos funcionales irreductibles. Las del segundo, con Geoffroy Saint Hilaire como máximo exponente, defendían la prioridad de las semejanzas basadas en la estructura.

La teoría de la *descendencia con modificación* defendida en *El Origen* logró conjugar una doble solución al problema de la unidad y la multiplicidad orgánica: la comunidad de descendencia daba cuenta de la unidad de tipo, mientras que la teoría de la selección natural explicaba la diversidad orgánica en virtud de las adaptaciones particulares de los organismos a sus condiciones de existencia. La secular dialéctica entre forma y función parecía resuelta.

Sin embargo, los conceptos de forma y función defendidos en el *Origen* eran, en realidad, muy distintos de los manejados por la anatomía filosófica y el funcionalismo teleológico de la tradición continental. Por un lado, porque Darwin trata de responder a los problemas planteados por la teología natural británica, y, por otro, porque incluso desde una perspectiva estrictamente biológica, el *Origen* no se nutre de los interrogantes arrojados por la morfología, sino por la sistemática y la historia natural: el problema de las especies y de la adaptación ecológica (8).

Desde el punto de vista de la *forma de las partes orgánicas*, el darwinismo no supuso en principio una gran revolución conceptual, como demuestra la extraordinaria facilidad con la que la morfología trascendental se transformó en evolucionista. Como ilustra la obra de Gegenbaur y

Haeckel, tanto la anatomía como la embriología comparada conservaron la definición de sus conceptos básicos y la metodología para su establecimiento: los tipos y las homologías se convirtieron en formas ancestrales, los arquetipos en ancestros comunes, y el principio de conexiones de Geoffroy siguió siendo el hilo conductor de la investigación morfológica. Sin embargo, existía un conflicto latente entre dos concepciones muy distintas de la forma orgánica. En el *Origen*, Darwin utilizó los hallazgos de la morfología trascendental como prueba factual de la evolución, pero su concepción de la forma era en realidad muy distinta a la de aquella. A diferencia de la morfología, la sistemática parte del problema de la identificación y la clasificación de las especies y no de la caracterización de los planes corporales compartidos por grandes grupos taxonómicos.

La noción de *función* biológica manejada por Darwin es también muy distinta al problema de la teleología de la morfología continental. La teoría de la selección natural trata de resolver el *factum* de la *adaptación ecológica*, una cuestión muy diferente a la de *organización* que guiara la investigación cuvieriana. La adaptación es, por un lado, el interrogante por excelencia de la teología natural británica. A diferencia de los continentales, que enfatizaban el argumento basado en el orden o la simetría, los teólogos de la naturaleza anglosajones, entre los que destaca William Paley, se concentraron en el argumento 'utilitarista' basado en el diseño divino: la adaptación, y no la forma, revelaba el poder creador de Dios. Del mismo modo, Darwin reconoce en el *Origen* que a pesar de que la evolución puede probarse reflexionando sobre los problemas a los que clásicamente se ha enfrentado la morfología (las afinidades anatómicas, embriológicas y paleontológicas que vinculan a los seres orgánicos), el objetivo de su teoría es explicar "la perfecta adaptación de las especies a su entorno" (p. 3).

Por otro lado, la identificación de la función con la adaptación ecológica se debe también al hecho de que Darwin bebe de la problemática planteada por la sistemática y no por la morfología. De raigambre aristotélica, la *adaptación funcional* de la tradición continental se define en el contexto de una anatomía fisiológica. Se trata de una función immanente a los organismos, fundada en el principio de coordinación de las partes. El problema de la adaptación al que se enfrenta el *Origen*, sin embargo, hace referencia a una función externa. Esta es la *adaptación ecológica* que subyace a la ley del uso y el desuso lamarckiana y que constituye el núcleo de la teoría darwinista (8: 232). La función biológica no es ya un modo de ser, sino una forma de ajustarse al entorno. Sin embargo, existe todavía una diferencia fundamental entre las teorías de la función de Lamarck y Darwin. Para el primero, la adaptación resultante del uso y el desuso es consecuencia de una necesidad interna al organismo, siendo, por tanto, simultánea a los cambios ambientales. En Darwin, la eliminación de la teleología lleva el dualismo organismo/medio hasta sus últimas consecuencias: los cambios estructurales no surgen *para* realizar las correspondientes funciones, sino que son conservadas por la selección *porque* las realizan. De este modo, la teoría de la selección natural logra naturalizar el argumento del diseño de la teología natural británica.

Hemos comprobado cómo la teoría darwinista implica una redefinición de los problemas de forma y función establecidos por la

morfología continental. Tanto una como otra dejan de apelar a relaciones intrínsecas, principios constructivos y causas finales internas, para convertirse en resultado de una selección ambiental externa. En este marco teórico, el organismo no se concibe ya como una unidad integrada, convirtiéndose en “un conglomerado de adaptaciones”, en los términos de Huxley, o en una colección de rasgos discretos “óptimamente diseñad(o)s por la selección natural para realizar sus funciones”, como critican biólogos estructuralistas como Brian Goodwin.

Tras el largo eclipse sufrido por las ideas de plan corporal y organización, puede afirmarse que, en cierto modo, la evo-devo recupera asuntos abandonados de la morfología trascendental, permitiendo un nuevo replanteamiento filosófico de los conceptos de parte y función en la evolución biológica.

3. LAS PARTES COMO HOMOLOGÍAS ONTOGENÉTICAS

La identificación de las partes orgánicas y su comparación en distintos grupos taxonómicos ha sido, y continúa siendo, uno de los problemas más controvertidos de la historia de la biología. En la teoría de la evolución actual coexisten enfoques muy distintos del problema de la identificación y la explicación de las partes homólogas. Por un lado, el *concepto filogenético* de homología considera que dos caracteres son homólogos cuando se derivan de un rasgo equivalente en el ancestro común. De este modo, las homologías se distinguen de las analogías, convergencias adaptativas producidas por la selección natural ante parecidas demandas ambientales. Esta definición de homología encaja con los objetivos de la sistemática, dedicada a identificar *sinapomorfías*, es decir, semejanzas orgánicas aparentes que, a través de su congruencia con datos sobre otros caracteres, permiten rastrear filogenias para, en último término, ordenar el mundo viviente mediante árboles filogenéticos verosímiles (3). Esta línea de investigación no afirma nada sobre la naturaleza de las partes estudiadas, ya que el objetivo último es fundamentalmente filogenético o sistemático.

Sin embargo, el interés de la evo-devo por los caracteres homólogos no es meramente clasificatorio. Asumiendo la crítica de Gould y Lewontin al atomismo adaptacionista, el *concepto ontogenético* de homología se propone como objetivo la búsqueda de formas “naturales” de reconocer las partes orgánicas, y la explicación causal (ontogenética) de las mismas. De este modo, las semejanzas morfológicas pueden comprenderse en términos de procesos generativos compartidos, y la variedad, en términos de sus transformaciones. Así, Gunter Wagner considera que las partes fenotípicas se individualizan durante el desarrollo, siendo homólogas “si comparten un conjunto de constricciones ontogenéticas, causadas por mecanismos autorregulativos de diferenciación orgánica que actúan localmente” (ver contribución en Hall 1994). Ese conjunto de constricciones permite comprender las homologías mediante la definición de un espacio paramétrico de variedad. Puesto que los mismos procesos ontogenéticos pueden estar regulados por genes distintos, los factores que determinan los parámetros de variación se definen a escala epigenética: la tasa de división celular, el nivel de adhesión celular o el tamaño de ciertas condensaciones celulares, la zona de contacto entre dos tejidos embrionarios, etc. Así, las

novedades evolutivas pueden explicarse, dentro de la misma lógica, como resultado de la ruptura de las constricciones de desarrollo y la entrada en acción de otras nuevas que, a su vez, definirían un nuevo espacio paramétrico de variedad (4).

En este nuevo marco teórico, las homologías pueden volver a definirse no sólo por su ascendencia común sino en términos estructurales. Como clase natural, una homología sería una agrupación de *partes de organismos* que comparten semejanzas estables, resultado de constricciones de desarrollo también comunes. La definición ontogenética de homología no presupone que haya una división única de los organismos en partes homólogas; al contrario, se pueden encontrar módulos homólogos a diferentes niveles, conformando una jerarquía de homologías (5).

Precisamente, el darwinismo sistémico se caracteriza por “seguir un ‘paradigma composicional’ según el cual los sistemas complejos y sus redes jerárquicas de partes son el foco de la investigación biológica” (9: 11833). Para Winther, esto hace posible que el proyecto integrador de Darwin pueda continuarse hoy asumiendo una perspectiva pluralista de la ontología biológica basada en la noción de sistema (*sistemas* genómicos, celulares, orgánicos o ecológicos), y también de las teorías matemáticas o formales que requiere la biología para su comprensión: la teoría de la autoorganización para la investigación de las estructuras, la cladística, de la historia, y la genética evolutiva, de la adaptación y la función.

La visión de Winther encaja con el lugar que habitualmente suele reconocérsele a la evo-devo en la teoría evolutiva: la perspectiva ontogenética confiere a las causas próximas un nuevo protagonismo, mientras que la causalidad última continúa en el ámbito de la adaptación y de la genética de poblaciones, de modo que el concepto de función queda incólume. Sin embargo, creemos que el programa de investigación de la evo-devo puede tener drásticas consecuencias, no sólo para la concepción de la forma, sino también para la definición de función biológica.

4. EL PROBLEMA DE LAS FUNCIONES

El concepto de función ha provocado un acalorado debate en filosofía de la biología, donde se han propuesto tres definiciones fundamentales (ver (2) para una selección de artículos sobre el tema).

El concepto *etiológico* define la función de un carácter en términos de su historia selectiva. Para Millikan, esto permite distinguir la *función propia* de un rasgo del resto de las cosas que haga (que podrían considerarse funciones del mismo en una consideración más laxa).

El concepto *disposicional* identifica la función de un carácter con algunas de sus propiedades causales actuales: aquellas que contribuyen a las necesidades, propósitos o fines del organismo, o las que favorecen su supervivencia y reproducción. Se trata de un concepto no histórico, que incluso ha sido calificado de *futurista*, pues no recurre a las ventajas conferidas por un rasgo en el pasado, sino a la probabilidad de que las proporcione en el futuro. Por último, el concepto de función basado en el *rol causal* (Cummins) no tiene en cuenta fines evolutivos ni futuros. Basa su explicación en el análisis funcional, mediante el que se explica una

capacidad del sistema (elegida por el/la observador/a) apelando a las contribuciones de sus partes componentes.

Ninguno estos tres conceptos, sin embargo, parece proporcionar el instrumento preciso para capturar el significado organizacional de función que se deriva de la concepción embriológica de la evolución. Por ello, y a pesar de que la filosofía de la evo-devo se muestra aún titubeante ante el problema de la función, creemos que diversas líneas de investigación ensayadas en el marco de la evo-devo obligan a revisar la discusión filosófica en torno a la función biológica.

Las relaciones funcionales y mecánicas entre las estructuras orgánicas y el vínculo entre morfología, actividad y aptitud se han convertido en un área de investigación activa en biología evolutiva. Así, la morfología funcional desarrollada por la escuela de David Wake confiere gran importancia a los procesos regulativos entre las partes orgánicas que permiten que, antes de adaptarse al entorno, se acomoden entre sí. Por su parte, Alberch plantea un escenario en el que los caracteres morfológicos no pueden disociarse de los mecanismos ontogenéticos que los generan, pero su integración depende de la compleja organización morfológica capturada por el concepto de *Bauplan*, que "incorpora forma y función y se define como el conjunto de elementos estructurales y sus interacciones funcionales" (1: 23). La necesidad de incorporar las funciones en la explicación de la organización biológica se inspira en el trabajo de Roux, para quien los procesos ontogenéticos consisten en períodos discretos gobernados por dos tipos de mecanismos: un estadio temprano, en el que la morfogénesis está regida por una autodiferenciación mecánica, y un estadio más avanzado en el que el crecimiento y las respuestas epigenéticas dependen de la actividad funcional. Se considera aquí, por tanto, que la ejecución de la función de un órgano, como el movimiento de las extremidades durante el desarrollo, influye en su propia morfogénesis.

Decíamos en el epígrafe 2 que desde la perspectiva darwinista de la adaptación, *la función biológica no es ya un modo de ser, sino una forma de ajustarse al entorno*. Creemos que el rol de la organización funcional en la generación y la evolución de las morfologías exige un replanteamiento filosófico del concepto de función biológica.

Enfrentado a un problema afín, e inspirándose en la obra de autores como Wouters (10), Love (7) recurre a un concepto de función distinto a los analizados hasta ahora: *la función como actividad* hace referencia a "lo que algo hace". Se distingue, así, de la función como uso, que apela al "para qué" de un órgano, y que englobaría las otras tres nociones de función: la etiológica (para referirse a un uso seleccionado), la disposicional (a una ventaja) y el rol causal (a la contribución causal a una capacidad global). A diferencia de todas ellas, la función como actividad no considera la instrumentalidad de una estructura, sino que pone el énfasis en su modo de ser, en cómo realiza algo al margen de sus posibles utilidades. Este sentido de función permitiría hablar de cómo se va generando la organización del todo de forma más sintética que analítica. De este modo, la explicación de una función no recurre al análisis de algo que ya esté previamente conformado, sino a las interacciones entre las estructuras ontogenéticamente formadas para configurar conjuntamente conglomerados a un nivel superior. De forma complementaria, y

dependiendo del interés de la investigación, las estructuras orgánicas acabadas podrían a su vez analizarse desde el punto de vista de cualquiera de los tipos de función como uso.

En filosofía, es habitual considerar que la función es ontológicamente “superveniente” a la estructura, pues se concibe como una entidad abstracta caracterizada por la “realizabilidad múltiple”, es decir, la posibilidad de que diferentes estructuras realicen la misma función. Desde este punto de vista, la teoría de la evolución adaptacionista ha podido desatender los detalles estructurales, considerando que en la evolución de un carácter lo que se importa es la función que desempeña (su uso) y no los detalles estructurales. Sin embargo, la noción de función como actividad no puede abstraerse de las estructuras que la realizan; de ahí que constituya una noción más básica con respecto a las demás (6). En sintonía con el espíritu cuvieriano, la función organizacional, concebida como integración funcional de las partes, condiciona la existencia de otras partes.

5. RECAPITULACIÓN Y CONCLUSIONES

Como constatábamos en la introducción, la tradición darwinista ha logrado transformarse para adaptarse a los diferentes problemas y desafíos que aparecen en biología. A lo largo de este artículo, hemos comprobado cómo el darwinismo sistémico permite, precisamente, la coexistencia plural de problemas y soluciones en distintos ámbitos de la biología evolutiva. En concreto, hemos defendido que la evo-devo plantea una redefinición de los conceptos de parte y función biológica que permite dar cabida al estudio del desarrollo en la evolución.

En cuanto al problema de las partes orgánicas, consideramos que estas pueden identificarse y caracterizarse como *homologías* que dan cuenta de la *mismidad*, similitud o correspondencia de las partes en distintos individuos filogenéticamente relacionados. Desde este punto de vista, las homologías no son sólo evidencia de la historia evolutiva de un linaje, sino que requieren ser explicadas, en virtud de los mecanismos ontogenéticos que las generan, como *clases naturales*.

En lo que respecta a la *función*, entendemos que la historia selectiva no puede servir para identificar homologías. Sin embargo, creemos que la perspectiva funcional es necesaria para desarrollar una línea de investigación que explique la evolución de la organización biológica, concebida como el conjunto de elementos estructurales y sus interacciones funcionales. Apelamos así a una noción de *función como actividad* que permita avanzar hacia un concepto organizacional de función como integración de partes o estructuras.

6. AGRADECIMIENTOS AE agradece financiación de los proyectos IT-250-07 (Gobierno Vasco) y FFI2008-06348-C01/02/FISO (MICINN). LNR agradece la financiación proporcionada por un contrato de investigación predoctoral de la Universidad Complutense de Madrid.

7. REFERENCIAS

1. Alberch, P. 1982. The generative and regulatory roles of development in evolution. En: D. Mossakowski & G. Roth (eds.), *Environmental Adaptation and Evolution. A Theoretical and Empirical Approach*. Gustav Fisher, Stuttgart: 19-36.
2. Ariew, A., Cummins, R. & Perlman M. 2002. *Functions. New Essays in the Philosophy of Psychology and Biology*. Oxford University Press.
3. Brigandt, I. 2002. Homology and the origin of correspondence, *Biology and Philosophy* 17: 389-407
4. Etxeberria, A. y Nuño de la Rosa, L. (en prensa). A world of opportunity within constraint: Pere Alberch's early EvoDevo. En Raskin-Gutman, D. y De Renzi, M. (Eds.) *Pere Alberch: The Creative Trajectory of an Evo-Devo Biologist*, Universidad de Valencia.
5. García Azkonobieta, T. 2005. Evolución, desarrollo y (auto) organización. Un estudio sobre los principios filosóficos de la evo-devo. Tesis doctoral (Universidad del País Vasco) disponible en www.ehu.es/ias-research/garcia/TESIS.pdf
6. Griffiths, Paul E. 2006. Function, Homology and Character Individuation, *Philosophy of Science*, 73(1): 1-25.
7. Love, A.C. 2007 Functional Homology and Homology of Function: Biological Concepts and Philosophical Consequences, *Biology and Philosophy* 22: 691-708.
8. Russell, E. S. 1916. *Form and Function: A Contribution to the History of Animal Morphology*. The University of Chicago Press (1982).
9. Winther RG. 2008. Systemic Darwinism. *PNAS* 105 (33): 11833-11838.
10. Wouters, A. 2005. The Function Debate in Philosophy. *Acta Biotheoretica* 53(2): 123-151.

8. LECTURAS RECOMENDADAS

- Gould, S.J. y Lewontin, R. 1979. The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm: A Critique Of The Adaptationist Programme, *Proceedings Of The Royal Society of London, Series B*, Vol. 205, No. 1161 (1979), Pp. 581-598.
- Hall, B. K. Ed. 1994. *Homology: The Hierarchical Basis of Comparative Biology*. San Diego: Academic Press.
- Jablonka E y Lamb M. 2005. *Evolution in Four Dimensions: Genetic, Epigenetic, Behavioral, and Symbolic Variation in the History of Life*. Cambridge (MA): MIT Press.