



+

**INSTITUTO LATINAOMERICANO DE CIENCIAS  
DE LA VIDA Y DE LA NATURALEZA (ILACVN)**

**CIENCIAS BIOLÓGICAS- ECOLOGÍA Y  
BIODIVERSIDAD**

**SOBRE ASPECTOS EVOLUTIVOS Y ECOLÓGICOS DE LAS ESTRUCTURAS  
MORFOLÓGICAS: UN NUEVO ALCANCE PARA EL CONCEPTO DE SIMORFOSIS Y  
PROPUESTA DE MODELO CONCEPTUAL DE DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE LA  
VARIACIÓN MORFOLÓGICA**

**MARIA NOEL CLERICI HIRSCHFELD**

Foz do Iguaçu  
2016





**INSTITUTO LATINAOMERICANO DE CIENCIAS  
DE LA VIDA Y DE LA NATURALEZA (ILACVN)**

**CIENCIAS BIOLÓGICAS- ECOLOGÍA Y  
BIODIVERSIDAD**

**SOBRE ASPECTOS EVOLUTIVOS Y ECOLÓGICOS DE LAS ESTRUCTURAS  
MORFOLÓGICAS: UN NUEVO ALCANCE PARA EL CONCEPTO DE SIMORFOSIS Y  
PROPUESTA DE MODELO CONCEPTUAL DE DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE LA  
VARIACIÓN MORFOLÓGICA**

Trabajo de Conclusión de Curso presentado al Instituto Latinoamericano de Ciencias de la Vida y de la Naturaleza de la Universidad Federal de la Integración Latinoamericana, como requisito parcial para la obtención del título de Licenciada en Ciencias Biológicas con énfasis en Ecología y Biodiversidad.

Orientador: Prof. Dr. Luiz Roberto Ribeiro Faria Jr.

Foz do Iguaçu  
2016

**MARIA NOEL CLERICI HIRSCHFELD**

**SOBRE ASPECTOS EVOLUTIVOS Y ECOLÓGICOS DE LAS ESTRUCTURAS  
MORFOLÓGICAS: UN NUEVO ALCANCE PARA EL CONCEPTO DE SIMORFOSIS Y  
PROPUESTA DE MODELO CONCEPTUAL DE DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE LA  
VARIACIÓN MORFOLÓGICA**

Trabajo de Conclusión de Curso presentado al Instituto Latinoamericano de Ciencias de la Vida y de la Naturaleza de la Universidad Federal de la Integración Latinoamericana, como requisito parcial para la obtención del título de Licenciada en Ciencias Biológicas con énfasis en Ecología y Biodiversidad.

**BANCA EXAMINADORA**

---

**Orientador: Prof. Dr. Luiz Roberto Ribeiro Faria Jr. UNILA**

---

**Profa. Dra. Elaine Della Giustina Soares UNILA**

---

**Prof. Dr. Hermes José Schmitz UNILA**

---

**Prof. Dr. Peter Löwenberg Neto UNILA**

Foz do Iguaçu, \_\_\_\_ de \_\_\_\_ de \_\_\_\_.

## AGRADECIMIENTOS

Para quienes lean y se hallen en estas líneas, sin duda para ellas/os van estas palabras.

A quienes me enseñaron por el placer de contar, a quienes me enseñaron a leer y escuchar. A quienes me inspiraron. A quienes escriben, cantan, tocan, danzan. A quienes me acompañaron. A quienes no salieron de mi lado y quienes siguen acá. A quienes se fueron y me enseñaron del desencuentro. A quienes me putearon. A quienes luchan por enseñar. A quienes me enseñaron a luchar y por quienes tengo motivos para luchar.

A quienes me enseñaron a amar la Ciencia. A quienes no me dejaron huir de ella. A quienes me dejaron viajar, me escucharon y me dieron esa libertad.

Al amor platónico por la UNILA. Al amor por saber un poquito más.

Al amor por la amistad.

Gracias

*"El universo (que otros llaman la Biblioteca) se compone de un número indefinido, y tal vez infinito, de galerías hexagonales, con vastos pozos de ventilación en el medio, cercados por barandas bajísimas (...) Acabo de escribir infinita. No he interpolado ese adjetivo por una costumbre retórica; digo que no es ilógico pensar que el mundo es infinito. Quienes lo juzgan limitado, postulan que en lugares remotos los corredores y escaleras y hexágonos pueden inconcebiblemente cesar, lo cual es absurdo. Quienes la imaginan sin límites, olvidan que los tiene el número posible de libros. Yo me atrevo a insinuar esta solución del antiguo problema: La biblioteca es ilimitada y periódica. Si un eterno viajero la atravesara en cualquier dirección, comprobaría al cabo de los siglos que los mismos volúmenes se repiten en el mismo desorden (que, repetido, sería un orden: el Orden). Mi soledad se alegra con esa elegante esperanza."*

La Biblioteca de Babel, **Jorge Luis Borges**

HIRSCHFELD, Maria Noel Clerici. **Sobre aspectos evolutivos y ecológicos de las estructuras morfológicas: un nuevo alcance para el concepto de simorfosis y propuesta de modelo conceptual de distribución espacial de la variación morfológica.** 2016. 42 pág.. Trabajo de Conclusión de Curso (Graduación en Ciencias Biológicas- Ecología y Biodiversidad)– Universidad Federal de la Integración Latinoamericana, Foz do Iguacu, 2016.

## RESUMEN

El presente trabajo está dividido en dos capítulos con abordajes y propósitos diferentes entorno al significado y el papel que tienen las estructuras morfológicas. En el Capítulo I, partiendo de que las estructuras son sistemas jerárquicos, que pueden ser abordados desde diferentes escalas de estudio dependiendo de las relaciones existentes entre los propios elementos que hacen a la estructura como un todo, y las funciones asociadas a ellas, se propone que la estructura morfológica es definida dadas las siguientes características: (i) la escala que la define es arbitraria en un contexto morfológico, dado que la misma depende del *nivel de resolución* en que se desempeñan las funciones, i.e. la escala es definida en el momento que le es asociado un componente funcional a la estructura; (ii) es *multiquasifractal*, es decir, los sistemas definidos presentan estructuras discernibles en cualquier escala espacial y sus fluctuaciones tienden a seguir reglas de distribución de abundancia de ley de potencia, las cuales están limitadas dentro de lo que ontológicamente representa un sistema vivo, siendo que este tipo de relaciones son prevalecientes en biología; (iii) *simorfosis*, la selección natural favorece estructuras que son reguladas de forma a ser eficientes en materiales (menos costosas morfogenéticamente) y que optimicen el funcionamiento como un todo de la misma; (iv) *autoorganización*: este tipo de sistemas evolucionan solos hacia un estado crítico donde una perturbación pequeña puede causar efectos de cualquier tamaño, llevando a que las características iniciales del sistema se modifiquen y autoorganicen hacia un nuevo estado; (v) están sujetas a Selección Natural y otros mecanismos evolutivos. En el capítulo II se abordan aspectos ecológicos relacionados a las estructuras morfológicas, proponiendo un modelo que pretende entender la ocurrencia de las especies utilizando como *proxy* la propia variación en la morfología. En ese sentido son presentados tres escenarios de un continuo de posibilidades que representan padrones diferentes de la distribución de las variaciones morfológicas de las especies en el espacio, midiendo la misma a partir de la curva de curtosis de la frecuencia de los atributos morfológicos. Siendo así, en situaciones donde la especie ocupa un tamaño de área de distribución mayor y/o más heterogénea, se espera encontrar una variabilidad morfométrica mayor representada por una curva platicúrtica. A medida que la variación se reduce, la curva de curtosis tiende a ser menos achatada, siendo caracterizada una curva mesocúrtica cuando la variación . Cuando la misma es leptocúrtica, podemos interpretar que los grupos de individuos analizados presentan una variación mínima. Esto puede relacionarse a un tamaño de área de distribución menor y/o más homogénea. Por lo tanto, podemos encontrar un patrón de variabilidad morfológica en especies con tamaños de áreas de distribución, grado de heterogeneidad del paisaje y regímenes de perturbación diferentes ya que estarían expuestas a distintas presiones de selección.

**Palabras clave:** Autoorganización. Multiquasifractales. Curtosis.

## RESUMO

O presente trabalho está dividido em dois capítulos com abordagens e finalidades diferentes, que tratam sobre o significado e o papel das estruturas morfológicas. No Capítulo I, partindo do princípio de que as estruturas são sistemas hierárquicos, que podem ser abordados a partir de diferentes escalas de estudo, dependendo das relações entre os próprios elementos que compõem a estrutura como um todo, e as funções a elas associadas, é proposto que a estrutura morfológica é definida levando em conta as seguintes características: (i) a escala é arbitrária em um contexto morfológico, uma vez que depende do grau de resolução no qual são executadas as funções, isto é, a escala é definida no momento em que se associa a ela um componente funcional à estrutura; (ii) é multiquasifractal, ou seja, os sistemas definidos têm estruturas perceptíveis em qualquer escala espacial e suas flutuações tendem a seguir as regras de distribuição de lei de potência, que são limitados no que ontologicamente representa um sistema vivo, sendo que essas relações são predominantes na biologia; (iii) simorfose, a seleção natural favorece estruturas que são reguladas de forma a ser eficiente em materiais (menos custosas morfogeneticamente) e que otimizam o funcionamento do sistema como um todo; (iv) a auto-organização: estes sistemas evoluem em um estado crítico em que uma pequena perturbação pode causar efeitos de qualquer tamanho, levando a que as características iniciais do sistema são modificados e se auto-organizam para um novo estado; (v) estão sujeitos a seleção natural e outros mecanismos evolutivos. No Capítulo II são abordados aspectos ecológicos relacionados às estruturas morfológicas, propondo um modelo que procura compreender a ocorrência das espécies, utilizando como *proxy* a própria variação na morfologia. Nesse sentido, são apresentados três cenários de um *continuum* de possibilidades que representam diferentes padrões de distribuição da variação morfológica de espécies no espaço, medidas a partir da curva de curtose da frequência dos atributos morfológicos. Assim, em situações em que a espécie ocupa um área de tamanho maior e/ou mais heterogênea, espera-se encontrar uma maior variabilidade morfométrica, representada numa curva platicúrtica. À medida que a variação é reduzida, a curva de curtose tende a ser menos achatada. À medida que as curvas vão se tornando leptocúrticas, podemos interpretar que os grupos dos indivíduos analisados apresentam variação cada vez menor. Isto pode relacionar-se a um tamanho de distribuição de área menor e/ou mais homogênea. Portanto, podemos encontrar um padrão de variabilidade morfológica em espécies com tamanhos de áreas de distribuição, grau de heterogeneidade da paisagem e diferentes regimes de perturbação, dado que elas seriam expostas a diferentes pressões de seleção.

**Palabras-chave:** Autoorganização. Multiquasifractais. Curtose.

## SUMÁRIO

<b>1. CAPÍTULO I – UN NUEVO ALCANCE PARA EL CONCEPTO DE SIMORFOSIS</b>	
1.1 SOBRE LA NATURALEZA DE LAS ESTRUCTURAS MORFOLÓGICAS.....	9
1.1.1 Energía y Materia.....	9
1.1.2 Morfología y Función.....	10
1.1.2.1 <i>El debate entorno al papel de la función en biología y su relación con la estructura</i> .....	11
1.1.2.2 <i>Las teorías de optimización</i> .....	13
1.2 EL PRINCIPIO DE SIMORFOSIS.....	13
1.2.1 Simorfosis en el contexto de debate sobre función.....	15
1.3 AUTOORGANIZACIÓN.....	15
1.4 ESTRUCTURAS MORFOLÓGICAS Y TEORÍA FRACTAL .....	16
1.5 SOBRE LA MULTIQUASIFRACTALIDAD DE LAS ESTRUCTURAS MORFOLÓGICAS, SIMORFOSIS Y AUTOORGANIZACIÓN: UN CONCEPTO INTEGRADOR.....	19
1.5.1 El caso del exoesqueleto de insectos como ejemplo.....	22
1.5.2 El concepto en un contexto de constantes variaciones: implicaciones de los distintos grados de correlación entre las funciones.....	23
1.6 CONSIDERACIONES FINALES.....	24
<b>2. CAPÍTULO II – MODELO CONCEPTUAL DE LA DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE LA VARIACIÓN MORFOLÓGICA</b>	
2.1 MORFOLOGÍA, FUNCIÓN Y AMBIENTE: ALGUNAS CUESTIONES ECOLÓGICAS.....	25
2.1.1 Influencia del ambiente en la morfología .....	25
2.1.2 Variación morfológica .....	26
2.1.3 Influencia de la morfología en la ecología y viceversa.....	28
2.2 MODELO CONCEPTUAL DE LA VARIACIÓN MORFOLÓGICA EN EL ESPACIO GEOGRÁFICO.....	30
2.2.1 Abordaje metodológico.....	31
2.2.2 Discusión del Modelo.....	35
2.3 CONSIDERACIONES FINALES.....	36
<b>3. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....</b>	<b>38</b>



## CAPÍTULO I - UN NUEVO ALCANCE PARA EL CONCEPTO DE SIMORFOSIS

*It is interesting to contemplate an entangled bank, clothed with many plants of many kinds, with birds singing on the bushes, with various insects flitting about, and with worms crawling through the damp earth, and to reflect that these elaborately constructed forms, so different in each other, and dependent on each other in so complex a manner, have all been produced by laws acting around us.*

The Origin of Species, Charles Darwin 1859.

### 1.1. SOBRE LA NATURALEZA DE LAS ESTRUCTURAS MORFOLÓGICAS

#### 1.1.1. Energía y Materia

Seres vivos somos al igual que todo lo que está en el Universo: materia y energía organizada de una forma específica, de una forma que nos define como tales. La vida puede ser entendida como una propiedad emergente de la propia organización de la materia y de los procesos energéticos intrínsecos a ella. Lo que distingue a la misma frente a todos los demás sistemas que pueden ser definidos, son los procesos de disipación-conducción de estos dos componentes, que ocurren entre los seres vivos, y entre ellos y el medio en el que se encuentran (PERUNOV et al. 2014). En ese sentido la vida puede ser vista como una estructura disipativa (estable en un rango finito de condiciones y sensible a flujos externos al sistema) distante del equilibrio que mantiene su nivel local de organización, a expensas de producir entropía (grado de desorden, de irreversibilidad) en el sistema más grande del que forma parte (SCHNEIDER & KAY 1994). Por lo tanto, un organismo permanece vivo en un estado altamente organizado, tomando energía de fuera de sí mismo, es decir, de un sistema de abarcamiento más grande, y procesándola para producir un estado de entropía inferior dentro de sí mismo (ULANOWICZ & HANNON 1987). El crecimiento, el desarrollo y la evolución tienden de esa manera a evolucionar a estructuras que otorguen la mejor vía disipativa (SCHNEIDER & KAY 1994). Un ejemplo de ello son las estructuras fractales de las cuales hablaremos más adelante.

La organización estructural es clave para entender las características de los sistemas biológicos. Dependiendo de la organización de la materia en el espacio, los procesos energéticos van a ser más o menos estables y eficientes, imponiendo restricciones sobre el sistema y las funciones que este desempeña. Los límites impuestos por estas restricciones físicas conllevan a la necesidad de balances costo-beneficio (*trade-off*) entre las diversas funciones o estructuras que

asumen una distribución en el espacio (IRSCHICK & HENNINGSEN 2009). Es por esa razón que la energía es considerada el eje central para el estudio de los sistemas biológicos, tanto en un contexto morfofisiológico, como ecológico y evolutivo (BROWN et al. 2004).

Así, si bien los sistemas biológicos no pueden alterar las propiedades físico-químicas de la materia y la energía, dentro de las restricciones mencionadas la estructuras biológicas pueden seguir un amplio espectro de opciones, mas o menos robustas y constantes, más o menos flexibles o adaptativas (DECHNIK 2014). Un ejemplo lo constituye la manera en que se organizan las proteínas presentado por Keinrad (2004). La autora coloca que si se conoce solamente la estructura primaria de una proteína, es decir la secuencia de aminoácidos que la conforman, resulta muy difícil predecir cuál será su estructura terciaria, o sea la manera en que se organiza en el espacio. Esto se debe a que en el proceso de plegamiento de la proteína intervienen numerosos procesos físico-químicos, lo que ocasiona que, en muchos casos, la estructura terciaria sea prácticamente impredecible. No obstante, el que la conformación tridimensional pueda ser impredecible no significa que el plegamiento sea un proceso azaroso. Sucede que hay un número limitado de posibles estructuras tridimensionales para una secuencia de aminoácidos dada y que algunas son termodinámicamente más estables que otras. Esto permite que los procesos celulares se lleven a cabo de igual manera una y otra vez. Esta es una forma de ejemplificar como diferentes conformaciones que las estructuras pueden adoptar, se dan dentro de límites o restricciones intrínsecas a cuestiones energéticas, y caracterizan la naturaleza de los sistemas, demostrando que la existencia de varias conformaciones posibles supone cierta adaptabilidad o flexibilidad, mientras que el hecho de que el plegamiento no sea un proceso totalmente azaroso confiere robustez al sistema (DECHNIK 2014).

### 1.1.2. Morfología y función

Un ser vivo es un sistema de orden dupla: estructural y funcional, estático y dinámico, que ocupa un lugar en el espacio y en el tiempo (VALVERDE et al. 2015). Las estructuras que lo caracterizan son definidas por la naturaleza y el tipo de organización de la materia en el espacio, y su delimitación -en el intento de querer entenderlas- depende del criterio que se utilice para describirlas. Las mismas pueden variar con el tiempo y adoptar diferentes conformaciones, las cuales prevalecen dependiendo de como se den los procesos energéticos que la restringen y constituyen, y de como todo esto es modulado a su vez por los procesos evolutivos y su interacción con el ambiente.

Si bien las estructuras constituyen a un ser vivo, las mismas no serían *per se* si no desempeñaran alguna función. Función en un sentido estricto puede definirse como la actividad o al conjunto de actividades que pueden desempeñar uno o varios elementos a la vez, de manera complementaria en orden a la consecución de un objetivo (IRSCHICK & HENNINGSEN 2009), sin embargo en la biología, principalmente en un contexto evolutivo, este concepto ha sido protagonista de un intenso debate.

#### *1.1.2.1 El debate entorno al papel de la función en biología y su relación con la estructura.*

Función es uno de los conceptos centrales en la biología (NUNES NETO et al. 2013). El papel de las mismas, su origen y su relación con las estructuras ha sido interpretado de manera muy diversa por diferentes autores. Es importante para los fines e intenciones de este trabajo hacer algunas consideraciones generales, ya que caso contrario, podemos incurrir a errores interpretativos que surgen del inminente debate que existe entorno al concepto, y la consiguiente variedad de percepciones que se puede tener sobre el tema.

En líneas generales se distinguen dos grandes corrientes, por un lado, hay quienes defienden que la morfología existe y persiste porque realiza una función, y que la función es a su vez una consecuencia de la morfología existir (WRIGHT 1973), colocando a la Selección Natural como única fuente estructurante y como única promotora de novedades evolutivas (NUNES-NETO & EL-HANI 2009), y por el otro lado tenemos el abordaje de análisis funcional de Cummins (CUMMINS 2002), quien entiende la función en un contexto sistémico.

El primer abordaje nombrado hace referencia a la denominada concepción etiológica de función (CAPONI 2010). Según la misma atributos morfológicos aumentan sus frecuencias en las poblaciones por causa de sus funciones, i.e. son apenas seleccionadas las estructuras morfológicas que proporcionen un desempeño funcional ventajoso, radicando las explicaciones de la conformación orgánica únicamente en relación a la función que desenvuelven (CAPONI 2013). Este abordaje ha sido largamente discutido y criticado, ya que: (i) desconsidera otros factores tales como la deriva o restricciones físicas y de desarrollo como promotoras de evolución, sesgando así el análisis, dado que no se puede afirmar que la selección natural tiene un lugar exclusivo en todas las explicaciones evolutivas, y (ii) considera que toda estructura existe por haber sido alvo de selección, siendo que muchas estructuras emergen y se desarrollan sin ningún tipo de función previa o con otras funciones distintas a las actuales (NUNES-NETO & EL-HANI 2009).

Por otro lado, la propuesta de Cummins intenta contraponerse a las fallas de la concepción etiológica de función (CAPONI 2010; NUNES-NETO & EL-HANI 2009). A grandes rasgos, Cummins observa que es necesario mirar para la economía compleja de la unidad entera de evolución (CUMMINS 2002, p. 168), y que los atributos no existen por causa de sus funciones, sino que por el contrario, los procesos que producen la morfología son "insensibles" a la función. De esa manera define función en términos de las capacidades de las partes de los componentes. Según este modo de entender, cualquier proceso puede ser analizado funcionalmente, imputando a cada uno de sus elementos un papel causal en su desarrollo (CAPONI 2013). Sin embargo, este último abordaje también ha recibido críticas. Según Nunes-Neto & El-Hani (2009) las mismas se resumen en que el mismo es excesivamente liberal (porque permite tratar como funciones, efectos que no son intuitivamente entendidos como tales) y que existe una ausencia de distinción entre función y accidente, aunque salientan que esto es una propia característica de la propuesta de Cummins mas que una objeción, dada la naturaleza interpretativa sistémica -esbozada en la importancia de la naturaleza de las interacciones entre los elementos- y no histórica del concepto (el ser o no un accidente es un aspecto relevante si se busca el por qué del origen de la estructura).

Más allá de las críticas que cada abordaje puede tener, ambos, así como otras tantas propuestas más son utilizados en la actualidad. Esto constituye argumento suficiente para resaltar la necesidad de aceptar un pluralismo en relación a las teorías acerca del análisis funcional y la propia entidad funcional en sí. Principalmente por el hecho de que la función no deja de ser el efecto o el fenómeno que comprendemos en virtud de sus consecuencias en cada caso de explicación (CAPONI 2010), por lo que el contexto en el que se desarrollan las explicaciones cumple un rol primordial y puede variar. Como coloca Ponce (1987 apud CAPONI 2010; NUNES-NETO & EL-HANI 2009), "la relación entre los fines y las entidades funcionales debe basarse en las necesidades de conocimiento y de inteligibilidad", de forma que "fin" y "entidad funcional" juegan un papel en virtud de su posición dentro de un argumento explicativo.

Desde esta perspectiva entonces, no hay funciones con independencia de nuestras concepciones del mundo. Son nuestros intereses y concepciones de los fenómenos naturales que guían nuestra propia manera de explicarlas. Finalmente, las capacidades funcionales de todo el organismo representan el resultado final de los atributos morfológicos, fisiológicos y de comportamiento de los organismos, por lo que su estudio requiere un enfoque integrador (IRSCHICK & HENNINGSEN 2009).

### 1.1.2.2 Las teorías de optimización

La idea de que existen "mejores valores" de alguna función dada una variedad de diferentes tipos de fines y diferentes tipos de estructuras, nos lleva a la idea de óptimo. Este concepto que deriva del latín «*optimus*» (mejor) se utilizó originalmente en 1879 en un contexto biológico, para indicar la cantidad de alimento que promovía el máximo crecimiento en un animal (JONES 1998). La postulación de la existencia de óptimos como la mejor de todas las posibilidades y la optimización como un proceso que se mueve hacia un estado de "perfección" sin embargo ha sido una idea profundamente criticada por los biólogos evolutivos por una serie de razones (JONES 1998; LEVINS 1962; SMITH 1978; WATERS 2014), así como la idea de función *sensu* Wright anteriormente colocada. De esa manera otros abordajes han sido utilizados, los cuales consideran la optimización como un proceso de maximización del beneficio o minimización de los costos, o la mejor solución de compromiso entre éstas dos (JONES 1998).

De esta manera, el actual papel de las teorías de optimización en la biología no pasa por demostrar que los organismos optimizan estructuras o funciones (SMITH 1978), en el sentido de alcanzar un ideal "platónico", un estado de perfección, sino que pasa por entender las relaciones entre estructura y función en un contexto de eficiencia, de mayor eficiencia.

## 1.2 EL PRINCIPIO DE SIMORFOSIS

Como vimos, el balance entre la adquisición y el gasto de energía es crítico para la sobrevivencia y el éxito reproductivo de los organismos (WIKELSKI 2009). Este balance depende de la interacción entre el mecanismo de obtención de la energía y materia del medio, la asimilación de la misma, y el gasto metabólico que realiza cada organismo (WEST & BROWN 2005). Podría esperarse entonces, en términos energéticos, que los organismos que maximicen la diferencia entre la entrada de energía y los costos de funcionamiento serán favorecidos por la selección (BOZINOVIC & CANALS 2007). De este modo se podría entender el proceso adaptativo como la ruta de optimización del uso de la energía sujeta a las restricciones impuestas por el medio, sean estas dadas por el modo de vida, una restricción del espacio u otra condición (BOZINOVIC & CANALS 2007).

Fue mencionado que la morfología restringe el intervalo de desempeño de las diferentes funciones que el organismo debe llevar a cabo para poder sobrevivir. Por otro lado vimos que las estructuras tienden a ser multifuncionales, i.e. ejecutan diferentes funciones no

necesariamente correlacionadas. Por lo tanto es de esperarse que la selección favorezca aquellos atributos morfológicos que optimicen el funcionamiento como un todo, en relación al balance costo-beneficio que esto requiere. En ese sentido Taylor & Weibel (1981) propusieron el principio de simorfosis.

Este principio señala que si el vínculo estructura-función es acoplado a la estricta economía de energía y materia, entonces: i) esperaríamos un diseño estructural optimizado, y ii) si el diseño es óptimo en el sentido de no ocupar más estructura que la necesaria para satisfacer su función (economía de materiales), entonces la estructura es el factor clave en determinar las capacidades funcionales máximas de las estructuras (BOZINOVIC & CANALS 2007; JONES 1998). Así, la simorfosis se considera un estado de diseño estructural adecuado a las demandas funcionales, resultante de morfogénesis regulada (TAYLOR & WEIBEL 1981), entendiendo diseño, como el resultado final de el evento de morfogénesis. En líneas generales es entendido como un principio de construcción económica que debe aplicarse a todos los niveles de la organización biológica (GARLAND & HUEY 1987).

Sin embargo, como apuntan Bozinovic & Canals (2007), la simorfosis no es sinónimo de optimización, sino que la incluye en parte, dado que incorpora dos aspectos que no necesariamente tienen que estar relacionados: i) la propia optimización, que hace referencia a procesos de maximización de beneficios o la minimización de los costos, i.e., a mecanismos *trade-off* que gobiernan las relaciones morfofisiológicas, y ii) economía de materiales, la cual es gobernada por las propiedades físico-químicas de la materia, el sentido de las transformaciones energéticas, y limitada por las características genéticas, históricas y ambientales.

Si bien es un principio que parece adecuarse a la realidad observada, y diversos autores han corroborado experimentalmente la simorfosis en el diseño de algunos caracteres morfológicos, tanto en mamíferos (WEIBEL et al. 1991) como en invertebrados (SNELLING et al. 2012), este principio ha sido bastante criticado, inclusive relegado a “concepto de segunda categoría” (GARLAND & HUEY 1987), cuestionando diversos autores tanto la validez y trascendencia del principio, así como el concepto como tal (JONES 1998). Tales críticas colocadas hablan respecto a que: i) los organismos no son diseñados, ii) el ambiente es siempre cambiante lo que no daría tiempo para la selección de sistemas óptimos, iii) los organismos se encuentran adaptados a tareas específicas y sometidos a situaciones accidentales o improbables que no pueden ser eludidas, obligando a soluciones de “compromiso” o a un diseño no económico em muchos casos (BOZINOVIC & CANALS 2007).

Más allá de estas críticas, cabe resaltar el valor heurístico como hipótesis de trabajo que el propio concepto otorga (GARLAND & HUEY 1987). La utilización del mismo más como concepto abstracto que como fenómeno en sí, trae ventajas en primera instancia teóricas, que posibilitan el avance en el entendimiento de las relaciones entre forma y función. Como coloca Pigliucci (2012) “¿Deberían las ideas, modelos y metáforas científicas ser juzgadas por su verdad absoluta, o por cómo inspiran más investigación y estimulan la discusión científica?”, si bien esta pregunta surge en el contexto de uso de paisajes adaptativas, cabe la misma pregunta cuando nos referimos a simorfosis.

Así, aquí adoptamos simorfosis como concepto estrictamente teórico, considerándolo por su valor heurístico y su potencial explicativo.

### 1.2.1 Algunas consideraciones sobre simorfosis en el contexto de debate sobre función

Las explicaciones por selección natural no justifican necesariamente atribuciones funcionales, ellas explican la configuración de determinada estructura en virtud de consideraciones que incluyen referencias al desempeño funcional de esa estructura, pero no de forma exclusiva (CAPONI 2013). La simorfosis en este contexto -en el que está inevitablemente inmersa- significa entender la configuración como un todo en términos de eficiencia energética. La eficiencia energética como vimos pasa por dos aspectos: el diseño de la morfología *per se*, la cual se espera que tienda a una economía de materiales, y, las relaciones de *trade-off* entre las distintas entidades funcionales que sean definidas, esperando que estas sean óptimas, en el sentido de minimizar costos. Por lo tanto, la optimalidad en este caso va a necesariamente depender de la escala de análisis, de lo que definamos como estructura, y por ende como función. De esta manera simorfosis es un concepto también arbitrario, que puede llevar a toda posibilidad de niveles de abstracción entre lo molecular y el organismo como un todo, y que está regulado por las dinámicas tanto internas como externas al sistema en cuestión.

## 1.3 AUTOORGANIZACIÓN

Como mencionamos anteriormente, los seres vivos son sistemas que poseen características duales, entre ellas, el hecho de que son estables y dinámicos. Los mismos si bien permanecen en estados estables de energía -siendo que ésta una condición esencial para el desarrollo del ser vivo como tal- también pueden experimentar mudanzas espontáneas, que los llevan a adoptar estados diferentes (KEINRAD 2004). De esta forma los mismos experimentan

transiciones de fase, que son fenómenos comunes en donde los sistemas pasan por un cambio abrupto en sus propiedades cualitativas una vez que algún parámetro relevante atraviesa un valor crítico (CAMAZINE 2003). Esta zona a su vez es conocida como zona crítica, ya que está en el borde de estados con características esencialmente diferentes (CAMAZINE 2003). Una vez el sistema atraviesa este cambio, se dice que el mismo se autoorganiza (KAUFFMAN 1993). La autoorganización se llama así porque no se supone necesario variar externamente un parámetro de control para llegar al estado crítico. El mismo se alcanza espontáneamente mediante interacciones internas al sistema, que a su vez conllevan a la modificación de uno o algunos pocos parámetros internos asociados al grado de orden del sistema (ISAEVA 2012). Estas variaciones no ocurren en todas direcciones, sólo en aquéllas que las dinámicas local y global permitan (KEINRAD 2004), dado que son éstas las que finalmente regulan y controlan los sistemas.

Como hemos visto, patrones físicos y topológicos son esenciales para los sistemas biológicos ya que restringen y dirigen una serie de procesos, entre ellos la propia morfogénesis biológica. En este escenario, diversos autores colocan que ésta última implica en un proceso de autoorganización (CAMAZINE 2003; ISAEVA 2012; KAUFFMAN 1993; KEINRAD 2004), es decir, ella pasa por un surgimiento espontáneo de orden espacio-temporal, durante el cual el patrón global del sistema es formado por la interacción local de sus elementos (ISAEVA 2012), lo cual es esperado de suceder, ya que como comenzamos hablando en el comienzo de este capítulo, la estructura, la morfología, las entidades que definamos, *son* materia, y responden a procesos físico-químicos al igual que todo lo que encontramos en el universo, donde ha sido extensamente estudiada la autoorganización de los procesos espacio-temporales (LEHN 2002; PERUNOV et al. 2014).

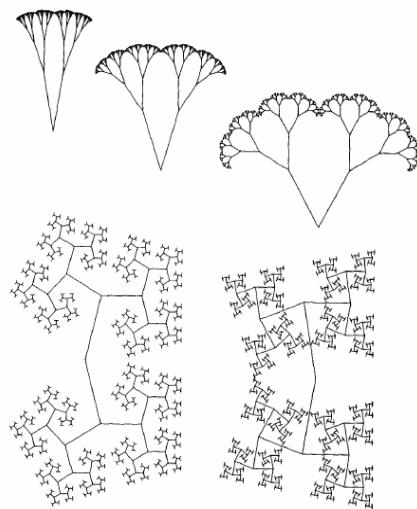
La autoorganización en los sistemas biológicos sin embargo, sigue y es caracterizada por otras tantas reglas. Muchos autores (CAMAZINE 2003) convergen en decir que la misma se dirige y se fija por la selección natural, donde son seleccionados los sistemas más sostenibles, flexibles y modulares capaces de autoorganización (ISAEVA 2012).

#### 1.4 ESTRUCTURAS MORFOLÓGICAS Y TEORIA FRACTAL

El término fractal fue introducido por Mandelbrot en 1975 para caracterizar fenómenos espaciales o temporales que son continuos e independientes de escala (KENKEL 1996), diferenciándose antagónicamente de construcciones euclidianas, por sus propiedades de



autosimilitud (en donde el todo es exacta o aproximadamente similar a una parte de sí mismo), irregularidad o rugosidad y complejidad (MANDELBROT 1983). Un ejemplo de dicho fenómeno dado por Mandelbrot (1983) es el de la “Magnolia y la bóveda fractal” (Figura 1), donde es posible percibir que conforme se va aumentando la escala, existe una tendencia a encontrar repetidamente versiones cada vez menores de la misma estructura, que van llenando el espacio en el cual están inseridas, componiendo así, un sistema que se caracteriza por ser cada vez mas irregular y complejo (SEURONT 2009). Estas propiedades conllevan a una forma de organización en el espacio que parece inevitable y natural en una amplia variedad de procesos reales, particularmente en los seres vivos (KIRILYUK 2005). Ejemplos de organización fractal son encontrados en los sistemas circulatorios de mamíferos (DOKOUMETZIDIS 2003; GABRYŚ et al. 2005), en el sistema respiratorio (KIRILYUK 2005; SHLESINGER & WEST 1991), sistemas vasculares de plantas (REICH 2006; WEST et al. 1999a) o en su propia estructura (CORBIT 1995), y en otra gran variedad de sistemas y procesos en los seres vivos (WEST et al. 1999b).

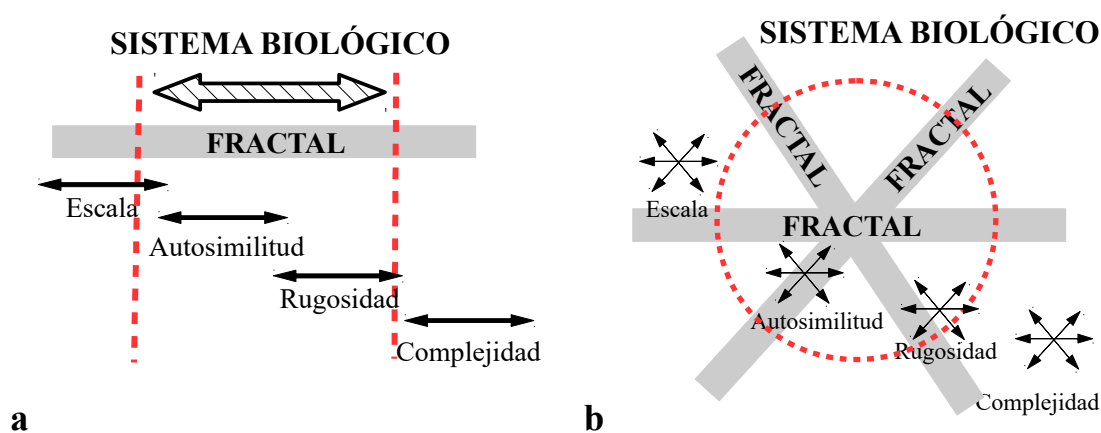


**Figura 1.** Magnolias y bóveda fractal, Mandelbrot (1983).

Por otro lado, muchos fractales naturales son generados por un número grande de procesos que operan a diferentes escalas. Tales conjuntos son llamados de multifractales

(KENKEL 1996; RICOTTA 2000). Estos presentan propiedades particulares que pueden presentar comportamientos diversos en cada unidad del espacio y del tiempo .

Sin embargo, este carácter fractal en los sistemas biológicos presenta algunas particularidades (HALLEY et al. 2004) cuando se los compara con fractales matemáticos, ya que concebir a los primeros como infinitos e invariantes en su forma independientemente de la escala es un error. Sabemos que los sistemas biológicos son finitos, esto es, exhiben límites que definen su ontología, los cuales son impuestos por las características específicas del sistema (RICOTTA 2000). De esta forma, podemos decir que estructuras y procesos fractales de sistemas biológicos están restringidos por un corte superior y un corte inferior como vemos en la Figura 2, lo que significa que si bien es posible observar mecanismos autosimilares independientes de la escala, los mismos se dan a través de relativamente pocas escalas (BERNTSON 1997). Esto ha sido llamado últimamente por algunos autores como “quasi-fractalidad” (HALLEY et al. 2004; HARTE 2011; KENKEL 1996).



**Figura 2:** Propiedades fractales de sistemas biológicos. La barra gris representaría cualquier fractal teórico que conforme aumenta la escala infinitamente, aumenta el grado de autosimilitud y por consiguiente la rugosidad del mismo que lleva a una mayor complejidad en términos de espacio. La línea puntillada roja representa los límites que definen el sistema biológico. (a) ejemplo de quasifractal; (b) representación de un multiquasifractal.

Por lo tanto la autosemejanza generalmente está asociada a restricciones en la organización de sistemas complejos, restricciones que son a su vez consecuencia de principios físicos y biológicos y de la acción antagónica de dinámicas locales y globales (BROWN et al 2002). Como mencionamos al comienzo de este capítulo los fractales, específicamente las

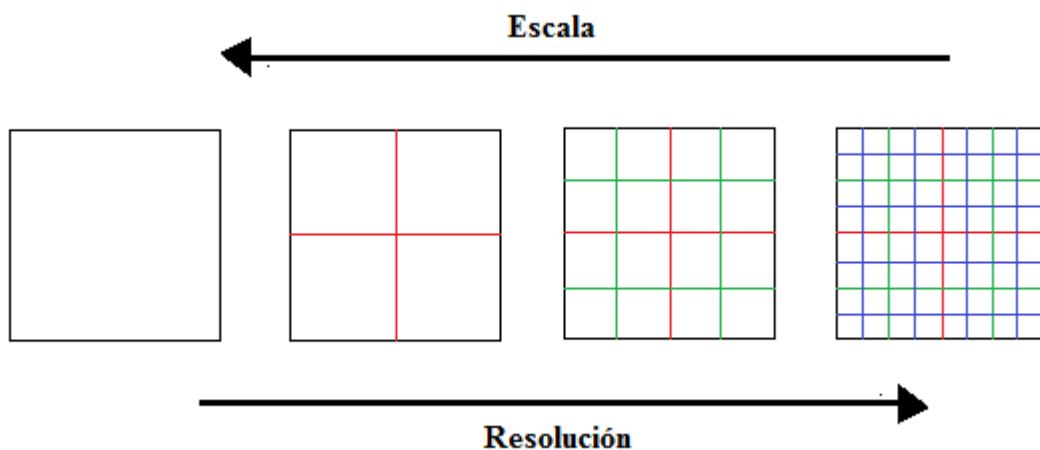
estructuras fractales son la mejor forma de la organización de la materia disipar energía (WEST et al. 1997).

## 1.5 SOBRE LA MULTIQUASIFRACTALIDAD DE LAS ESTRUCTURAS MORFOLÓGICAS, SIMORFOSIS Y AUTOORGANIZACIÓN: UN CONCEPTO INTEGRADOR.

Llevando en consideración todo lo anteriormente visto, y entendiendo a las estructuras morfológicas como sistemas jerárquicos, los cuales pueden ser abordados desde diferentes escalas de estudio dependiendo de las relaciones existentes entre los propios elementos que hacen a la estructura como un todo, y las funciones asociadas a ellas, proponemos que la estructura morfológica es definida dadas las siguientes características: (i) la escala que la define es arbitraria en un contexto morfológico, dado que la misma depende del *nivel de resolución* en que se desempeñan las funciones, i.e. la escala es definida en el momento que le es asociado un componente funcional a la estructura; (ii) es *multiquasifractal*, es decir, los sistemas definidos presentan estructuras discernibles en cualquier escala espacial y sus fluctuaciones tienden a seguir reglas de distribución de abundancia de ley de potencia, las cuales están limitadas dentro de lo que ontológicamente representa un sistema vivo, siendo que este tipo de relaciones son prevalecientes en biología (Brown et al. 2002); (iii) *simorfosis*, la selección natural favorece estructuras que son reguladas de forma a ser eficientes en materiales (menos costosas morfogénicamente) y que optimicen el funcionamiento como un todo de la misma; (iv) *autoorganización*: este tipo de sistemas evolucionan solos hacia un estado crítico donde una perturbación pequeña puede causar efectos de cualquier tamaño, llevando a que las características iniciales del sistema se modifiquen y autoorganicen hacia un nuevo estado; (v) están sujetas a Selección Natural y otros mecanismos evolutivos.

La resolución en este contexto puede ser entendida como una característica -también arbitraria- emergente del grado de detalle con que se define el sistema. Explicar completamente un sistema a través de un nivel de resolución homogéneo puede llevar a omisión de información relevante para el entendimiento de las dinámicas que conforman al mismo (LAGOS 2006). Es por esto que surge la necesidad de concebir el estudio de los sistemas biológicos a partir de diferentes niveles de resolución que representen los distintos modos de percepción y concepción de lo real, y definan la escala que permite hacer visible el fenómeno y posibilite su medición, análisis y explicación. Considerando una escala de resolución, a medida

que aumenta el nivel de resolución se tendrá un sistema con mayor número de elementos dada la definición de un mayor número de detalles; por otro lado, si se disminuye el nivel de resolución, se pierde significación individual, siendo evidentes los elementos o fenómenos más generales. La escala está en relación directa con el nivel de resolución: un nivel de alta resolución requiere una escala pequeña para su representación; si el nivel de resolución disminuye, es decir, si se representa un concepto más general, se requiere una escala mayor (Figura 3). En este sentido podemos entender la estructura como un sistema que puede ser definido de diferentes maneras, dependiendo del nivel de resolución en que las funciones se desempeñan. Como vimos anteriormente, la función depende entre otras cosas de la morfología, ya que es delimitada por aspectos vinculados al diseño de la estructura para poder causar algún tipo de efecto que desencadene en los procesos que la caracteriza. Esto significa que: (i) el grado de resolución de las estructuras es percibido y tiene una importancia -en el sentido de causar algún efecto diferencial para cada función definida, (ii) no todas las funciones actúan en el mismo nivel de resolución y de la misma manera (más allá de que todas ocurran estrictamente en la misma estructura), (iii) variaciones morfológicas en los distintos niveles de resolución de las estructuras, tengan impactos diferentes en el desempeño de las funciones (a este punto volveremos más adelante), y (iv) la variación en un nivel puede cargar variación en otros niveles en escalas tanto mayores como menores.



**Figura 3.** Escala y nivel de resolución de estructura morfológica. Una misma estructura puede definirse de forma diferente dependiendo de la escala y las funciones asociadas. A medida que aumenta el nivel de resolución (representado por la subdivisión sucesiva de los cuadrantes de diferentes colores) más componentes integran la estructura.

En cuanto a la multiquasifractalidad de las estructuras, la misma es definida dado que las unidades que definimos como sistemas pueden ser vistas como un conjunto de estructuras con características particulares que presentan una organización en el espacio y/o en el tiempo que sigue propiedades fractales. Esto no significa necesariamente que el diseño de cada una de ellas (en el sentido organización de la materia) sea estrictamente quasifractal (recordando que *quasi* porque sistemas biológicos presentan límites ontológicos), sino que la misma se caracteriza por procesos que operan a diferentes escalas y que tienden a seguir propiedades de leyes de potencia.

Como colocamos, distintas funciones pueden ser desempeñadas por una misma estructura (siempre dependiendo de cómo se la defina). Cuanto mayor sea la escala de definición de la misma, mayor probabilidad de desempeñar un número mayor de funciones. Esto lleva a la necesidad -en un sentido meramente figurativo- de un diseño estructural eficiente en términos energéticos. Es por esa razón que la simorfosis es crucial de ser entendida, ya que diferentes funciones interactúan en una misma estructura, en diferentes niveles de resolución, siendo que unas acaban influenciando directa o indirecta, positiva o negativamente en las otras.

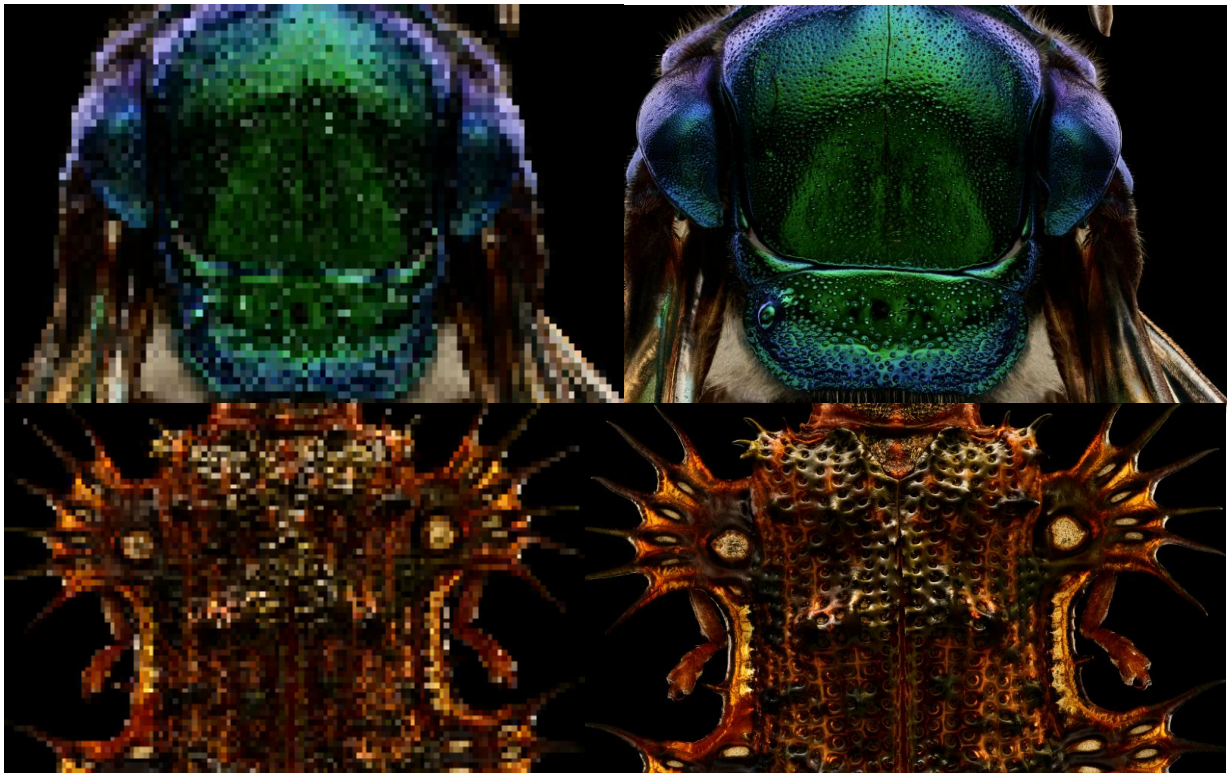
La idea de la autoorganización pasa justamente por este último punto. Los sistemas, si bien mantienen regularidades globales, están sujetos a continuas oscilaciones en sus propiedades (KEINRAD 2004). Estas fluctuaciones o eventos locales no repercuten aisladamente, sino que también en las regiones vecinas y en elementos y regiones distantes dentro del sistema. De esta forma, lo que sucede en una parte del sistema y en cierta escala, lo afecta globalmente. Es por esta razón que una vez que se da un cambio en las propiedades o características de cualquiera de los componentes, sea en este caso en la morfología o en las propias funciones, el sistema va a autoorganizarse. Esta transición de estado puede ocurrir cuando algún parámetro importante atraviese un valor crítico. Por ejemplo, podemos considerar la temperatura como un parámetro importante en la manutención del orden y organización de los sistemas biológicos; la magnitud de variación de la misma puede ser percibida por los individuos de diferentes maneras, dependiendo de la propia escala. Para que un sistema funcione “normalmente” (i.e. dentro de lo que caracteriza al sistema como estable), la temperatura debe mantenerse dentro de determinados valores, los cuales podemos verlos en este caso como valores críticos. Si la misma atraviesa uno de esos valores críticos, esperaríamos entonces una mudanza en el sistema como un todo, el cual a partir de la autoorganización encuentre un nuevo estado estable, de ser esto posible.

Finalmente, las estructuras morfológicas -así como todo y cualquier sistema biológico- están sujetas a mudanzas evolutivas que pueden darse también en las distintas escalas y niveles (LEVIN 2003), promoviendo de esta manera mudanzas en las relaciones entre materia y energía que caracterizan cada individuo.

#### 1.5.1 El caso del exoesqueleto como ejemplo

El exoesqueleto mineralizado y articulado es una sinapomorfia de los integrantes del filo Arthropoda. El mismo consiste en una cubierta externa normalmente dura y resistente producida por la secreción de las células epidérmicas. Las funciones del mismo son varias, sin embargo podemos distinguir principalmente su función protectora, de respiración y mecánica, proporcionando el sostén necesario para la eficacia del aparato muscular (DARVEAU et al. 2005). Esta última función es primordial porque determina el movimiento y la capacidad de extensión del cuerpo.

Pensando en términos de simorfosis, la configuración del exoesqueleto tiene que optimizar el funcionamiento de todos esos fenómenos, de forma a minimizar los costos, tanto en el diseño como en el propio desempeño de las funciones. En la figura 4, se ilustra como cambiando el nivel de resolución, la estructura tiene un aspecto, una forma diferente. En ese sentido podríamos considerar -en un sentido figurativo- que algunas funciones podrían ser llevadas a cabo y otras no (en el caso de las imágenes de la izquierda). Al tener una baja resolución, de cierta forma se limita la capacidad de desempeño, ya que como vimos, mucha información es omitida, quedando evidente la cuestión de escala. Por otro lado, queda más intuitivo en este ejemplo, entender que, caso una variación en la morfología ocurra, el impacto sobre las funciones va a ser mayor cuanto mayor el nivel de resolución de la misma. Una diferencia en el tamaño del tórax como un todo, puede tener importantes repercusiones metabólicas para el individuo, sin embargo la variación en el relieve de la superficie del exoesqueleto, si bien también puede desencadenar en un cambio, el mismo no tiene la misma intensidad.



**Figura 4.** Exoesqueleto de especies de Insecta (Arthropoda) en diferentes niveles de resolución. A la izquierda imágenes del tórax en un nivel de resolución bajo. A la derecha las mismas imágenes en un nivel de resolución alto. Fotografías de microescultura adaptadas de Levon Biss en: [http://microsculpture.net/levon\\_biss.html](http://microsculpture.net/levon_biss.html)

1.5.2 El concepto en un contexto de constantes variaciones: implicaciones de los distintos grados de correlación entre las funciones.

Reconsideremos la figura 3, cada cuadrado en que está subdividido el cuadrado mayor (que representa la estructura general) constituye un pixel, el cual es el elemento más pequeño que distingue cada nivel de resolución, o en otras palabras, cada uno de ellos define los objetos o detalles más pequeños. Cuanto más pixeles, más alto el nivel de resolución. Como dijimos, cada función percibe la estructura de una manera diferente. Si consideramos una fuente de perturbación, que provoque variación en la estructura, el grado de perturbación va a estar directamente relacionado con los efectos que puede provocar en cada nivel de resolución, i.e, si el mismo provoca pequeñas variaciones, las funciones desempeñadas en niveles de resolución bajos no van a ser tan afectadas cuanto funciones que dependen de atributos más refinados de la estructura, es decir, que se desempeñan en niveles de resolución mayores. Por lo tanto, la

resolución define qué tanto el desempeño de la función es propenso a variaciones en la morfología. Sin embargo, como colocamos anteriormente, la variación en una unidad puede cargar variación en otras unidades, dado que estamos siempre hablando de un mismo sistema que se sostiene en función de las relaciones e interacciones entre sus componentes. Los diferentes tipos de interacciones entre las funciones van a acarrear entonces una serie de diversas respuestas por parte del sistema, estando siempre las mismas propensas a cualquier cambio en la morfología que las restringe. Recordemos siempre que las estructuras tienden a estar en simorfosis, es decir, en un estado que sea eficiente, y requiera de menos costos.

En ese sentido, podemos distinguir diferentes situaciones en razón del grado de correlación entre las funciones. Por un lado, cuanto mayor el grado de correlación, más se acercan los óptimos locales al óptimo global, no existiendo restricciones entre las mismas. Esto lleva a que estos sistemas sean más estables, dada la mayor dificultad de desordenar, alterar los mismos. Por otro lado, cuanto menos correlación exista entre las funciones, mayor probabilidad del sistema tornarse más inestable, requiriendo de un *tradeoff* máximo. Esto también se ve afectado por el nivel de resolución en que se desempeñen dichas funciones. Cuanto menor el nivel de resolución, son necesarias variaciones mayores para perturbar al sistema, en cambio en altos niveles de resolución perturbaciones pequeñas ya pueden ocasionar grandes mudanzas. A su vez, todo esto depende también del número de funciones que desempeña la estructura, cuantas más funciones, más interacciones existen. Sin embargo esto no implica necesariamente en una mayor o menor estabilidad. La estabilidad del sistema va a depender como dijimos, del grado de correlación entre las funciones y del nivel de resolución en que las mismas se desempeñan.

Es interesante destacar en este escenario, el caso de las estructuras especializadas. El proceso de especialización parece ser el resultado frecuente entre ventajas y desventajas en forma de compensaciones para el poseedor (FERRY-GRAHAM et al. 2002) donde son seleccionados caracteres más refinados, para funciones más específicas. De esta manera, estas especies tenderían a presentar un sistema que si bien es estable, es caracterizado en razón de la historia evolutiva de los mismos, por la convergencia de un mayor número de funciones, agregando componentes al sistema, y por lo tanto haciéndolo más propenso a pequeñas variaciones, y por lo tanto menos flexible a ellas.

## 1.6 CONSIDERACIONES FINALES

En conclusión, las estructuras morfológicas, como mencionamos en distintas



ocasiones, son sistemas de orden dupla; su organización, orden y estabilidad pasa por la autoorganización de sus elementos de forma simorfótica, i.e., de forma eficiente energéticamente, dentro de los límites impuestos por las interacciones dentro de ellas, por los mecanismos de regulación genética, y por el ambiente. Entender las estructuras como sistemas jerárquicos, heterogéneos y dinámicos espacio-temporalmente, constituye un desafío a seguir estudiando.

## **CAPÍTULO II- MODELO CONCEPTUAL DE DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE LA VARIACIÓN MORFOLÓGICA**

Podemos entender a la morfología como parte de un proceso espacial, donde como ya mencionado, la materia es organizada en base a reglas y relaciones energéticas específicas que definen a los sistemas biológicos (KEINRAD 2004). Definir la estructura morfológica como vimos, pasa en gran parte por definir los límites y la escala de análisis. Sin embargo, independientemente de estas definiciones previas que se deben hacer (o se hacen arbitraria e indirectamente), la misma es influenciada por factores genéticos, funcionales, ambientales y comportamentales (WAINWRIGHT 1991) que la distinguen y hacen única. No obstante, esto no significa que sea estática o inmutable. La morfología, así como cualquier elemento de los sistemas biológicos, responde a procesos y dinámicas temporales que alteran los procesos espaciales en diferentes escalas. La morfología por lo tanto es objeto de evolución, y puede variar dependiendo de los diferentes mecanismos que actúan, en consonancia con el contexto en que la misma está inserta.

### **2.1 MORFOLOGÍA, FUNCIÓN Y AMBIENTE: ALGUNAS CUESTIONES ECOLÓGICAS**

#### **2.1.1 Influencia del ambiente en la morfología**

Para sobrevivir, los individuos deben ejercer determinadas funciones vitales básicas (FERRY-GRAHAM et al. 2002). El desempeño de tales funciones depende a grandes rasgos de: (i) condiciones físicas adecuadas (temperatura, humedad, pH, radiación, etc), (ii) características morfológicas simorfóticas que permitan mantener el sistema estable dadas las condiciones existentes, y (iii) de la disponibilidad de recursos. En cuanto a las condiciones físicas, el rendimiento de un individuo se da dentro de un intervalo específico dentro del gradiente ambiental (VIOLLE et al. 2007), tendiendo a presentar una distribución no homogénea del desempeño de las actividades, en relación a los valores de las variables concebidas. En ese sentido, la gran mayoría de las especies presenta un óptimo de funcionamiento y un rango de tolerancia específico.

La morfología en este contexto cumple un rol fundamental, dado que es la conexión directa con el ambiente (todos los componentes externos al sistema que interactúan o

pueden interactuar con él). La misma, además de influenciar en la propia capacidad de desempeño del funcionamiento del organismo (como vimos en el capítulo I), influencia en los patrones de uso de los recursos, limitando la capacidad del individuo para realizar tareas clave (WAINWRIGHT 1991). Es por esta razón que se consideran las presiones ambientales como un factor llave en la diferenciación morfológica (HESPENHEIDE 1973). Gaston et al. (2016) por ejemplo demostraron que las diferencias morfológicas de los peces encontrados en cuatro ríos del este de la India, son un reflejo, directa o indirectamente, de la variación en la velocidad del agua. Ejemplos como este abundan en la literatura (GASTON 2003), y comprueban que la identificación de la influencia del hábitat, junto con la selección y uso de los organismos, es primordial para comprender los sistemas naturales.

### 2.1.2 Variación morfológica.

Como vimos, gran número de investigaciones han centrado sus esfuerzos en entender la variación de atributos morfológicos, buscando entender las adaptaciones morfológicas en diferentes especies y en especies próximas, bajo diferentes condiciones ambientales y distintos regímenes de disponibilidad de recursos (BOCK 1994). Sin embargo, las especies no son entidades uniformes (PIGLIUCCI 2012), y más allá de que sean más comúnmente utilizadas como unidades de análisis, no todas las poblaciones, ni todos los individuos que las conforman responden de la misma manera a las presiones ambientales (KAWECKI 2008). Individuos de diferentes poblaciones también se pueden caracterizar por diferentes respuestas morfológicas (VALLADARES et al. 2014).

Existen dos componentes básicos que determinan esta variación: la estructura genética de una especie, y la plasticidad de la misma. Por un lado, un genotipo puede producir distintos fenotipos cuando se expone a diferentes condiciones ambientales a lo largo de su ontogenia (PIGLIUCCI 2005), lo que es llamado de plasticidad fenotípica (KAWECKI 2008). Por otro lado, los individuos de una misma especie pueden presentar una estructura genética diversa, que conlleve a diferenciación fenotípica de algunos atributos entre los individuos (ALBERT et al. 2011). Por lo tanto, la observación de variación morfológica puede resultar de diferentes combinaciones de variabilidades genéticas, de plasticidad y ambientales (BOLNICK et al. 2003), pudiendo cada especie poseer pocos genotipos altamente plásticos, muchos genotipos no plásticos, pocos genotipos no plásticos, o muchos genotipos plásticos.

Las poblaciones con tales composiciones genéticas contrastantes se esperaría que tuvieran diferentes respuestas a corto y largo plazo a los cambios ambientales. Estas variaciones además pueden verse desde diferentes escalas espacio-temporales y niveles de organización ecológica. En ese sentido Albert et al. (2011) distinguen tres niveles de variabilidad que pueden ser abordados: (i) variabilidad del nivel poblacional, donde las diferencias en los valores de los atributos entre las poblaciones de una sola especie, pueden deberse a diferentes composiciones genóticas de poblaciones, así como también a la respuesta plástica de genotipos a diferentes condiciones ambientales (e.g., bioclimática, perturbaciones), (ii) variabilidad interindividual, que es la variabilidad del atributo dentro de una población dada, puede deberse a la coexistencia de diferentes genotipos y también a la diferente plasticidad de estos diferentes genotipos frente a condiciones ambientales tales como el estrés (por ejemplo, pH del suelo), la disponibilidad de recursos (agua, luz), perturbaciones, entre otros, y (iii) variabilidad intraindividual la capacidad de los valores de rasgos varían dentro de los individuos a lo largo de su ciclo de vida, o a procesos de aclimatación.

Aunque algunos de estos cambios reflejan consecuencias inevitables de condiciones adversas, muchos de ellos son el producto de la selección natural que moldea la capacidad de un organismo para sobrevivir y reproducirse en un mundo cuyas condiciones varían de vez en cuando y de un lugar a otro (BOZINOVIC 2007). Dicho de otro modo, muchos ejemplos de plasticidad fenotípica reflejan la evolución de un sistema de desarrollo que intenta producir diferentes atributos bajo diferentes condiciones porque ningún atributo es el más adecuado para todas las condiciones. La plasticidad facilita la habilidad de una especie para ocupar una variedad de hábitats (BOLNICK et al. 2011), persistir en entornos inciertos y estabiliza sus interacciones con otras especies cuya incidencia y números cambian con el tiempo y en el espacio (VIOLLE et al. 2012).

Si bien existe una variación genética de la plasticidad en la naturaleza, y podemos documentar que la selección natural favorece ciertos tipos de respuesta plástica, también debe haber límites a la evolución de la plasticidad como una propiedad adaptativa (PIGLIUCCI 2005), relacionados los mismos a restricciones genéticas y/o de desarrollo, o a costos devenidos de las propias presiones selectivas locales que afectan el valor adaptativo, la *performance* de los individuos (GONZÁLEZ-SUÁREZ et al. 2013).

Por otro lado, los muchos ejemplos de plasticidad en la naturaleza pueden sugerir que casi cualquier característica de un organismo puede ser fenotípicamente plástica y casi

cualquier condición ambiental puede inducir una respuesta de este tipo (BOLNICK et al. 2003). Esto es cierto si uno observa todos los ejemplos de la naturaleza “en masa”: cada rasgo responde a algún factor ambiental, y casi cualquier factor ambiental imaginable afecta a algún rasgo en algunas especies. Sin duda, hay patrones generales de plasticidad, e.g. todos los animales ectotérmicos hacen huevos más grandes a temperaturas más bajas, no obstante, la plasticidad puede ser muy específica (FERRY-GRAHAM et al. 2002). El desarrollo de ciertos rasgos responde en especies específicas a señales específicas (BOLNICK et al. 2011). Rasgos en una especie que responden a un agente ambiental pueden no responder a otro diferente, y las mismas características en diferentes especies pueden no responder al mismo agente. Es por esta razón que es necesario especificar qué especie y en respuesta a la variación en qué condición ambiental uno está basando un estudio.

### 2.1.3 Influencia de la variación morfológica en la ecología y viceversa

La variación morfológica es un tema interesante para la biología evolutiva, pero también es un tema importante en ecología. La brecha entre los supuestos teóricos de que la media captura la mayoría de la dinámica importante y, los resultados empíricos que sugieren que hay una variación intraespecífica significativa, indica una cuestión fundamental en el fundamento teórico de la ecología (VIOLLE et al. 2012). Una de las razones es que la variabilidad por ejemplo, puede permitir a una especie hacer frente a ambientes altamente estacionales o ocupar diversos hábitats. Pero más sutilmente, la plasticidad puede tener un efecto sustancial sobre una variedad de procesos ecológicos y, por lo tanto, actuar como una influencia importante sobre qué especie vemos, dónde y en qué densidades poblacionales (BOLNICK et al. 2011). En ese sentido, un número creciente de estudios han documentado la importancia de la variación intraespecífica de muchos procesos ecológicos y evolutivos (VIOLLE et al. 2012). Bolnick et al. (2011) por ejemplo, construyeron un marco para la comprensión de tales efectos ecológicos de la variación individual. De esta manera presentaron seis mecanismos por los que la variación morfológica podría alterar la estructura de las comunidades, siendo los cuatro que se han mostrado más fuertes en trabajos empíricos:

(i) *Jensen's Inequality*: Cuando una interacción ecológica depende no linealmente del atributo de una especie, la variación en torno a la media del atributo puede alterar la fuerza de interacción promedio. Por lo tanto, las poblaciones con los mismos medias de atributo, pero diferentes

varianzas tendrán fuerzas de interacción media diferentes, alterando así las tasas demográficas y la dinámica de la comunidad (ver en DOEBELI & DE JONG 1999).

*Increased degree*: la variación del atributo intraespecífico puede alterar el número y la fuerza de las interacciones interespecíficas de una especie, cambiando así la topología y la dinámica de las redes de interacción de las especies. En definitiva lo que afecta en la amplitud del nicho (ver en VELLEND 2006).

Efecto portafolio (*Portfolio effect*): la variación del atributo intraespecífico puede proteger a las poblaciones de fluctuaciones temporales extremas en la densidad de población (ver en DOEBELI & DE JONG 1999).

Dinámicas adaptativas eco-evolutivas (*Adaptive eco-evolutionary dynamics*): La variación intraespecífica heredable permite una evolución adaptativa en respuesta a las interacciones ecológicas. La evolución puede ocurrir en escalas de tiempo proporcionales a la dinámica de la población (JONES et al. 2009).

Es decir que podemos a grandes rasgos distinguir dos categorías generales en cuanto al efecto de la variación sobre los procesos ecológicos presentados por Bolnick et al. (2011): (i) efectos ecológicos directos de la variación de los atributos *per se*, independientemente de su herencia, como en los tres primeros casos y (ii) efectos indirectos que surgen debido a que la variación genética permite una dinámica eco-evolutiva, como en el último caso por ejemplo.

Por otro lado, procesos ecológicos también influyen en la morfología. Basándonos en la teoría ecológica clásica sobre la regla de montaje de comunidades propuesta por Cody & Diamond (1975) podemos entender cómo los procesos en un contexto ecológico pueden moldear los patrones de morfología vistos. Así, distinguiendo una población, podemos decir que las condiciones externas ejercen una presión de selección sobre un valor de rasgo óptimo como ya reiteradamente vimos. Los individuos con valores de atributos cercanos a este supuesto óptimo tenderían a pasar a través del filtro externo (condiciones físicas y químicas del ambiente) para crecer y reproducirse, mientras que los individuos con valores de atributos distantes fallarían en establecerse (PIGLIUCCI 2005). Por el otro lado son definidos los procesos internos, en su mayoría gobernados por procesos dependientes de la densidad como la competencia, sugiriendo que, si la mayoría de los individuos de una comunidad poseen valores de atributos cercanos al óptimo, entonces los individuos que poseen valores de atributos alejados tienden a desplazarse en el espacio, ocupando otros ambientes. En conjunto, los procesos externos e internos crearían una distribución de valores de los atributos alrededor del óptimo. Lo

importante de destacar es que, estos procesos externos e internos hacen que los valores de los atributos en una especie tengan las siguientes propiedades: (i) el atributo medio local sea potencialmente diferente del atributo medio del grupo regional y el valor del atributo modal esté en el valor de atributo óptimo dados las condiciones externas, y (ii) los valores de atributos en el local se extenderán alrededor del óptimo, siendo pequeña la variación si el proceso externo es más influyente y grande dadas las limitaciones internas dependientes de la densidad (PIGLIUCCI 2005).

Finalmente, si bien las relaciones entre selección natural, *performance*, fisiología y morfología son multidireccionales, consideramos que, dado que la selección natural actúa sobre la *performance* de los individuos; y los atributos morfológicos, bioquímicos y fisiológicos determinan y restringen el rendimiento orgánico y el repertorio comportamental de un animal, es posible integrar el estudio de la morfología como *proxy* para entender la ocurrencia y por ende distribución de las especies en los espacios ambientales (BOZINOVIC 2007).

## 2.2 MODELO CONCEPTUAL DE LA VARIACIÓN MORFOLÓGICA EN EL ESPACIO GEOGRÁFICO.

Tradicionalmente, los patrones observados de distribución de las especies han sido explicados mediante variables abióticas que influyen en su funcionamiento y una combinación de selección natural intraespecífica y competencia interespecífica (BELL 2001). Desde esta perspectiva, las relaciones de abundancia, distribución y diversidad son consecuencia de la combinación de adaptaciones que presenta cada especie en un medio con condiciones heterogéneas y de las diferencias adaptativas entre especies que compiten (KEINRAD 2004). En este contexto, pocas veces -aunque en aumento- se lleva en cuenta la morfología como variable explicativa.

Como vimos, la morfología responde a las características específicas de los ambientes, siendo desde cierto punto de vista moldeada por los mismos, dada la plasticidad que puede presentar. Como ya mencionamos, las fuentes principales de la variación de rasgos intraespecíficos son bien conocidos. Consisten en variabilidad genética y plasticidad fenotípica para un sexo y una clase de edad determinados. Variabilidad genética y plasticidad fenotípica pueden causar efectos similares en las comunidades y poblaciones ecológicas (VIOLLE et al. 2012). Teniendo en cuenta esto, cabe destacar que al estudiar las preguntas de ecología, medir toda la variación fenotípica (es decir, la variación del atributo morfológico *ipso facto*) dentro de

las poblaciones naturales parece ser una metodología suficiente y adecuada (VALLADARES et al. 2014), independientemente de si es causada por causas genéticas o ambientales. Entonces podemos estimar la variación de una especie dada, simplemente midiendo la distribución de los valores del atributo en el área que se considere como local. Dicha plasticidad, y el patrón en que la misma se dé, nos puede traer importantes informaciones para entender entonces la distribución de una especie en un espacio geográfico.

En este escenario, el tamaño del área de distribución que si bien no es un atributo de una especie *per se*, refleja tanto las características de la misma (e.g. capacidad de dispersión, especialización del hábitat) como los factores extrínsecos que afectan su distribución (por ejemplo, fragmentación del hábitat, restricciones históricas y geográficas). Áreas extensas y variadas están asociadas con una mayor variabilidad de atributos, esto conlleva a que exista una tendencia a especies más variables ocupar áreas más amplias y más diversas (GONZÁLEZ-SUÁREZ & REVILLA 2013; SOL & LEFEBVRE 2000), debido a que se adaptan localmente a diferentes ambientes. De la misma manera, especies con bajo rango de distribución o que están exclusivamente adaptadas a ambientes homogéneos, tienden a presentar variabilidad morfológica menor (FORSMAN et al. 2012). Por lo tanto, podemos encontrar un patrón de variabilidad morfológica en especies con tamaños de áreas de distribución, grado de heterogeneidad del paisaje y regímenes de perturbación diferentes ya que estarían expuestas a distintas presiones de selección.

De esta manera, y fundamentados en el hecho de que los estudios de distribución geográfica pocas veces llevan en cuenta los atributos o características bióticas, como es el caso de la variación morfológica, que puede traer importantes respuestas en cuanto a cómo las especies pueden responder a diferentes ambientes, proponemos un enfoque simple para incorporar la variación intraespecífica en la teoría existente que parte de una perspectiva basada en procesos y se traduce inmediatamente en *proxies* fáciles de medir para estos procesos, teniendo como objetivo principal entender la variación morfológica de las especies en el espacio que ocupan, y como premisas que: (i) no existe déficit Prestoniano (conocimiento de la distribución de la abundancia de las especies), (ii) atributos deben ser mensurables, y (iii) la variación es estructurada por procesos ecológicos.

### 2.2.1 Abordaje metodológico



Como hemos visto, una gran variedad de atributos morfológicos pueden ser medidos. Dado que nuestro objetivo es entender la variación, necesitamos seleccionar el que posea un potencial explicativo importante. Para esto proponemos la realización de un Análisis de Componentes Principales (PCA). El PCA es una técnica de análisis multivariada, que permite investigaciones a partir de un gran número de datos disponibles, permitiendo la identificación de las medidas responsables por las mayor variación en los resultados, sin pérdida significativa de información (BERNER 2011). Para encontrar y seleccionar la variable más importante que explica la variación -en este caso- entre los individuos o poblaciones, se analiza el factor *loading*, el cual muestra la contribución de cada variable para cada componente obtenido en el análisis, haciendo una correlación de Pearson entre los scores y las variables originales. Dependiendo del porcentaje de explicación de cada componente y de cómo las variables (atributos morfológicos) contribuyen en él, puede optarse por usar uno o más atributos morfológicos para entender la variación. Es importante que los atributos sean padronizados (utilizando una transformación estadística *Z* por ejemplo), ya que caso contrario las variables con mayores unidades de medida pueden dominar la ordenación. La ventaja de realizar un PCA en este caso, es que se reduce el número de variables morfométricas que se pueden utilizar, lo que simplifica la interpretación del análisis ya que retira la redundancia entre las variables y destaca -caso exista- la que explica en mayor proporción la variación.

Dado que esperamos que estas variaciones sean en un primer momento, en respuesta a diferentes condiciones ambientales, i.e. procesos externos, es necesario entender como las diferentes morfologías están distribuidos en el espacio geográfico y cuales son las características ambientales de las áreas de ocurrencia consideradas. Para esto podemos primeramente realizar un test de comparación de matrices (e.g. MANTEL) entre la similaridad de los hábitats estudiados y la variación morfológica de las poblaciones (puede utilizarse tanto la media del valor del atributo medido en cada población, como el valor de curtosis de la variación, enseguida explicado). Posteriormente podemos realizar un perfil de la variación morfológica en el espacio geográfico, a través de un gráfico tridimensional, donde los ejes horizontales corresponden a las coordenadas geográficas y el eje vertical al valor del atributo morfológico en cada población. El objetivo de realizar tal gráfico es de de cuño exploratorio, de forma de facilitar la interpretación.

Finalmente para evaluar cuan variable es la morfología de la especie, podemos hacer un histograma de la frecuencia de cada clase morfológica en toda la región estudiada, y

calcular la curtosis de la curva. La curtosis es una medida de dispersión que caracteriza cuan “achatada” es la curva de la función de distribución de probabilidad (TOLEDO & OVALLE 1985) en comparación a una curva padrón. Existen diferentes formas para calcular la misma, una de ellas es el momento (m) de curtosis (g), el cual es calculado según Toledo & Ovalle (1985):  $k = (Q_1 - Q_3) / 2 (P_{90} - P_{10})$ , donde  $Q_1$  e  $Q_3$  son el primer y tercer cuartil, y  $P_{10}$  e  $P_{90}$  el décimo y nonagésimo percentil. Si el valor de curtosis es  $k=0,263$ , entonces tiene el mismo achatamiento que la distribución normal, y se caracteriza como una curva mesocúrtica. Si el valor es  $k < 0,263$ , entonces la distribución es concentrada en un valor modal, presentando poca dispersión, en este caso se dice que esta función de la distribución de la probabilidad es leptocúrtica. Si el valor es  $k > 0,263$  la función de distribución es más "plana" de la distribución normal, y es llamada de platicúrtica. De esa manera cuanto mayor la variación en los datos, mayor el desvío padrón, mayor la variación en la frecuencia de los atributos, y más achatada la función de curtosis.

En cuanto al modelo en sí, cabe hacer una última consideración. El mismo esta presentado de una forma general, lo que significa que dependiendo el método que se utilice para la obtención de datos morfométricos, y los atributos que sean medidos, análisis y metodología adicionales pueden presentarse mas adecuadas.

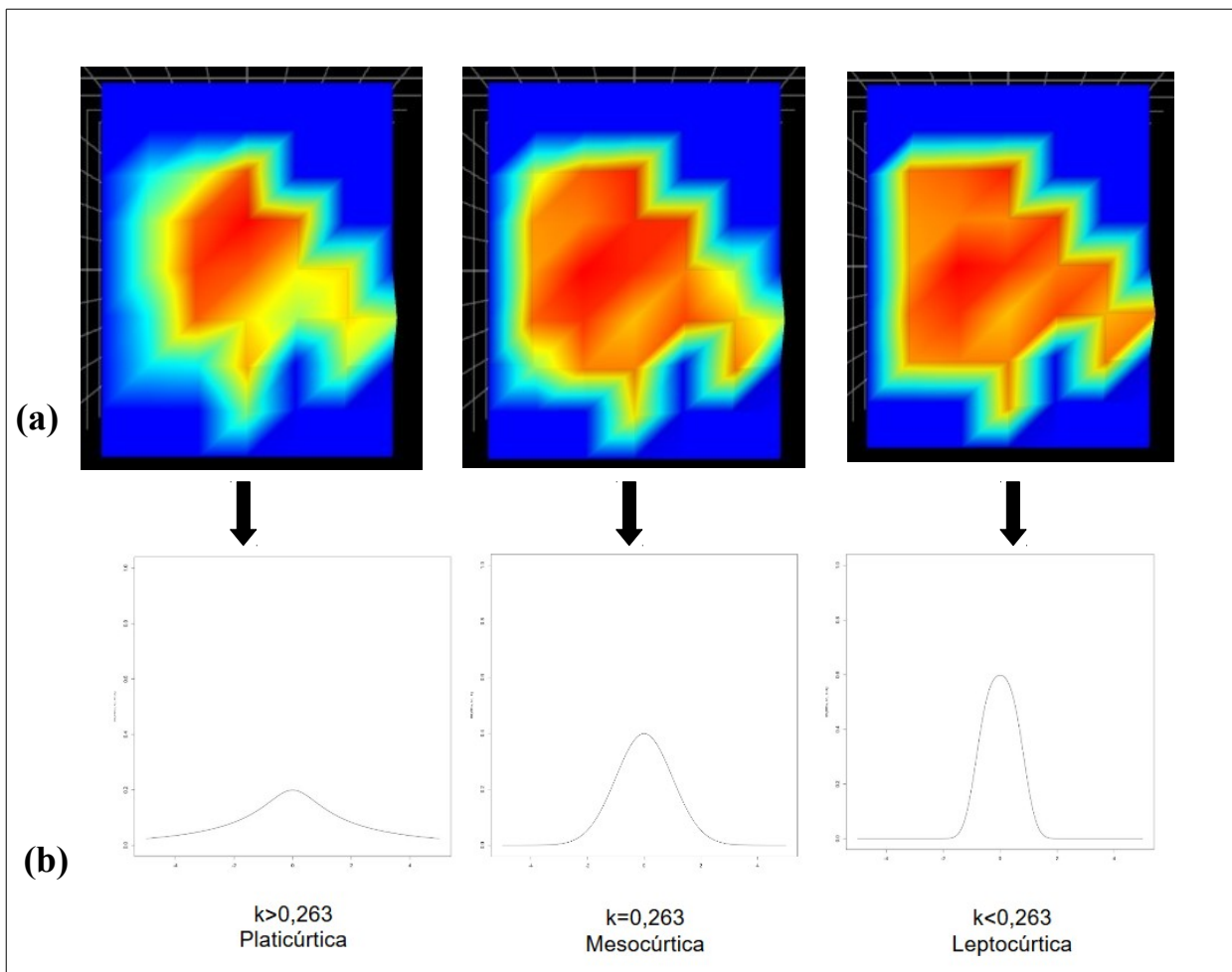
### 2.2.2 Discusión del Modelo

En la figura 5 son mostrados tres escenarios hipotéticos de un continuo de posibilidades que representan patrones diferentes de la distribución de las variaciones morfológicas de las especies en el espacio. En situaciones donde la especie ocupa un tamaño de área de distribución mayor y/o más heterogénea esperaríamos encontrar una variabilidad morfométrica mayor, representada por la curva platicúrtica. A medida que la variación se reduce, la curva de curtosis tiende a ser menos achatada. Cuando la misma es leptocúrtica, podemos interpretar que los grupos de individuos analizados presentan una variación mínima. Esto puede relacionarse a un tamaño de área de distribución menor y/o más homogénea. En ese sentido se presentan dos cuestiones, si en áreas con características ambientales semejantes los individuos o poblaciones presentan atributos morfométricos parecidos, entonces serían procesos externos quienes esten influenciando dicho patrón, sin embargo si en áreas con características semejantes los atributos morfométricos son diferentes, entonces: (i) procesos internos pueden estar gobernando con mayor intensidad, sean factores dependientes de la densidad que llevan a competición intra o interespecifica, que podrian presionar a que bajo diferentes regimenes de

disponibilidad de recursos los individuos tiendan a migrar, dispersarse de forma selectiva para otras áreas, (ii) factores históricos o perturbaciones disruptivas, que hayan aislado poblaciones, (iii) fluctuaciones en las condiciones ambientales en escalas de tiempo pequeñas.

Otro componente importante de discutir es la propia capacidad de dispersión. Como colocamos anteriormente, en teoría, individuos con menor valor adaptativo o con características diferentes, tenderían a migrar (ampliando el rango de variación morfológica de una especie) por causa de los procesos internos. Los movimientos migratorios de los individuos son esenciales en este punto para entender tales dinámicas, ya que las poblaciones más variables morfológicamente, se supone son más capaces de soportar y adaptarse a las condiciones ambientales cambiantes, entonces la variación en los grupos fundadores, promueve el éxito del establecimiento en otros locales del paisaje, contribuyendo al aumento de la persistencia de la población (FORSMAN et al. 2012), y si la población aumenta, aumenta la probabilidad con el tiempo de cantidad de rasgos diferentes. Dependiendo todo esto entonces de la capacidad de dispersión y de la conectividad espacial entre los ambientes.

Finalmente, cabe colocar que este modelo puede aplicarse en diferentes escalas de análisis de la misma manera e inclusive de forma complementaria. Principalmente por el hecho de que el padrón encontrado de variación en la especie como un todo, no necesariamente se repite en escalas menores. Por ejemplo, podemos querer entender la variación en escalas regionales, y en vez de ver las diferencias entre poblaciones, analizar las diferencias entre subpoblaciones. Esto es inclusive importante de manifestar, dado que eventualmente integrar estas dos escalas ayudaría a evidenciar la importancia del efecto de procesos externos (actuando en escalas mayores) y procesos internos en la estructuración de dicho padrón.



**Figura 5.** Distribución de la variación morfológica en el espacio y curva de curtosis. Las tres figuras de la parte superior **(a)** son representaciones hipotéticas de la variación morfológica (gradiente de color) en el espacio (plano horizontal). Las mismas son obtenidas plotando el valor del atributo morfológico medido de cada población (o individuo, dependiendo de la escala de análisis) en su correspondiente área (coordenadas geográficas) de ocupación. Cuanto mas homogéneo el gradiente menos variación existe entre los puntos del plano. La variación morfológica total en cada una de las figuras puede ser medida por la curva de curtosis **(b)**. La variación puede ser alta, intermedia o baja (gráficos de izquierda a derecha), conllevando a curvas platicúrticas, mesocúrticas o leptocúrticas respectivamente.

## 2.3 CONSIDERACIONES FINALES

En general, los estudios de variación morfológica -así como de otros factores bióticos- de las poblaciones en todo el rango de una especie son escasos, conllevando a que carezcamos de una visión global del impacto de estas diferencias (VALLADARES et al. 2014). En un escenario de cambio climático y de constantes perturbaciones en general, métricas tales como diversidad, composición, requieren de tiempos mayores para que los efectos se presenten.

Variaciones absolutas en la morfología también lo requieren, sin embargo estudiar la variación tal vez sea un herramienta promisoría en ese sentido, ya que es una respuesta rápida a los cambios en las condiciones ambientales.

En la cara del cambio, la plasticidad puede desempeñar un papel fundamental para que la persistencia de los individuos o poblaciones restantes (CHEVIN et al. 2010). Por lo tanto, la variabilidad de los padrones de población es importante en la determinación de la distribución de especies en virtud de los nuevos climas. En concreto, algunos autores muestran que las previsiones de reducción de área puede variar significativamente dependiendo de las suposiciones con respecto a la variación morfológica (BOLNICK et al. 2011; GONZÁLEZ-SUÁREZ & REVILLA 2013; FORSMAN et al. 2012; VALLADARES et al. 2014).

Por lo tanto, el estudio de la variación morfológica *lato sensu* (independientemente de si es causada por diferentes estructuras genéticas o por la propia plasticidad de las mismas en un primer momento), en relación a otros padrones y procesos tradicionalmente estudiados en ecología como los de abundancia y distribución, muestra ser un fenómeno simple e interesante de abordar como discutido.

Al final del viaje está el horizonte,  
al final del viaje partiremos de nuevo,  
al final del viaje comienza un camino,  
otro buen camino que seguir descalzos  
contando la arena.

**Silvio Rodríguez**

“Hume notó para siempre que los argumentos de Berkeley no admiten la menor réplica y no causan la menor convicción. Ese dictamen es del todo verídico en su aplicación a la tierra; del todo falso en Tlön. Al principio se creyó que Tlön era un mero caos, una irresponsable licencia de la imaginación; ahora se sabe que es un cosmos y las íntimas leyes que lo rigen han sido formuladas, siquiera en modo provisional (...). ¿Cómo no someterse a Tlön, a la minuciosa y vasta evidencia de un planeta ordenado? Inútil responder que la realidad también está ordenada. Quizá lo esté, pero de acuerdo a leyes divinas -traduzco: a leyes inhumanas- que no acabamos nunca de percibir. Tlön será un laberinto, pero es un laberinto urdido por hombres, un laberinto destinado a que lo descifren los hombres.”

**Jorge Luis Borges** en “Tlön, Uqbar, Orbis Tertius” 1940

#### 4. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALBERT, Cécile H. et al. When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology?. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 13, n. 3, p. 217-225, 2011.
- BARROSO, Gustavo V.; LUZ, David R. On the limits of complexity in living forms. **Journal of theoretical biology**, v. 379, p. 89-90, 2015.
- BELL, Graham. Neutral macroecology. **Science**, v. 293, n. 5539, p. 2413-2418, 2001.
- BERNER, Daniel. Size correction in biology: how reliable are approaches based on (common) principal component analysis?. **Oecologia**, v. 166, n. 4, p. 961-971, 2011.
- BERNTSON, G. M.; STOLL, P. Correcting for finite spatial scales of self-similarity when calculating fractal dimensions of real-world structures. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 264, n. 1387, p. 1531-1537, 1997.
- BOLNICK, Daniel I. et al. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. **The American Naturalist**, v. 161, n. 1, p. 1-28, 2003.
- BOLNICK, Daniel I. et al. Why intraspecific trait variation matters in community ecology. **Trends in ecology & evolution**, v. 26, n. 4, p. 183-192, 2011.
- BOZINOVIC, Francisco; CANALS, Mauricio. Fisiología ecológica de mamíferos: compromisos y restricciones en el uso de la energía. Mamíferos de Chile Muñoz (Eds. Pedreros, A. & JL Yañez), p. 267-287, 2007.
- BROWN, James H. et al. Toward a metabolic theory of ecology. **Ecology**, v. 85, n. 7, p. 1771-1789, 2004.
- BROWN, James H. et al. The fractal nature of nature: power laws, ecological complexity and biodiversity. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 357, n. 1421, p. 619-626, 2002.
- CAMAZINE, Scott. **Self-organization in biological systems**. Princeton University Press, 2003.
- CAPONI, Gustavo. Función, adaptación y diseño en Biología. **Signos filosóficos**, v. 12, n. 24, p. 71-101, 2010.
- CAPONI, Gustavo. Teleología naturalizada: los conceptos de función, aptitud y adaptación en la Teoría de la Selección Natural. **Theoria: an international journal for theory, history and foundations of science**, v. 28, n. 76, p. 97-114, 2013.
- CODY, Martin L.; DIAMOND, Jared M. Assembly of species communities. En: **Ecology and evolution of communities**. Harvard University Press, pp. 342-444, 1975.
- CORBIT, J. D.; GARBARY, D. J. Fractal dimension as a quantitative measure of complexity in

plant development. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 262, n. 1363, p. 1-6, 1995.

CUMMINS, Robert. Neo-teleology. **Philosophy of Biology: An Anthology**, p. 164-174, 2002.

DARVEAU, Charles-A. et al. Allometric scaling of flight energetics in Panamanian orchid bees: a comparative phylogenetic approach. **Journal of Experimental Biology**, v. 208, n. 18, p. 3581-3591, 2005.

DECHNIK, Yanus A. V. De las condiciones que generan complejidad ecológica. Tesis posgrado UNAM, 2014.

DOEBELI, Michael; DE JONG, Gerdien. Genetic variability in sensitivity to population density affects the dynamics of simple ecological models. **Theoretical population biology**, v. 55, n. 1, p. 37-52, 1999.

DOKOUMETZIDIS, A.; MACHERAS, P. A model for transport and dispersion in the circulatory system based on the vascular fractal tree. **Annals of biomedical engineering**, v. 31, n. 3, p. 284293, 2003.

FERRY-GRAHAM, Lara A.; BOLNICK, Daniel I.; WAINWRIGHT, Peter C. Using functional morphology to examine the ecology and evolution of specialization. **Integrative and Comparative Biology**, v. 42, n. 2, p. 265-277, 2002.

FORSMAN, Anders et al. Variation in founder groups promotes establishment success in the wild. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 279, n. 1739, p. 2800-2806, 2012.

FRONTIER, S.. Applications of fractal theory to ecology. In: *Developments in Numerical Ecology*. Springer Berlin Heidelberg, p. 335-378, 1987.

GABRYŚ, E. A. et al. Fractal models of circulatory system. Symmetrical and asymmetrical approach comparison. **Chaos, Solitons & Fractals**, v. 24, n. 3, p. 707-715, 2005.

GARLAND, Theodore; HUEY, Raymond B. Testing symmorphosis: does structure match functional requirements?. **Evolution**, v. 41, n. 6, p. 1404-1409, 1987.

GONZÁLEZ-SUÁREZ, Manuela; REVILLA, Eloy. Variability in life-history and ecological traits is a buffer against extinction in mammals. **Ecology letters**, v. 16, n. 2, p. 242-251, 2013.

HALLEY, J. M. et al. Uses and abuses of fractal methodology in ecology. **Ecology Letters**, v. 7, n. 3, p. 254-271, 2004.

HESPENHEIDE, Henry A. Ecological inferences from morphological data. **Annual Review of Ecology and Systematics**, p. 213-229, 1973.



IRSCHICK, Duncan J.; HENNINGSEN, Justin P. Functional morphology: Muscles, elastic mechanisms, and animal performance. **Princeton guide to ecology**, S. Levin (ed.). **Princeton University Press, Princeton, New Jersey**, p. 27-37, 2009.

ISAEVA, V. V. Self-organization in biological systems. **Biology Bulletin**, v. 39, n. 2, p. 110-118, 2012.

JONES, James H. Optimization of the mammalian respiratory system: symmorphosis versus single species adaptation. **Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology**, v. 120, n. 1, p. 125-138, 1998.

JONES, Laura E. et al. Rapid contemporary evolution and clonal food web dynamics. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 364, n. 1523, p. 1579-1591, 2009.

KAUFFMAN, Stuart A. **The origins of order: Self organization and selection in evolution**. Oxford University Press, USA, 1993.

KEINRAD, Mariana B. **Criticalidad autoorganizada en sistemas ecologicos**. UNAM, 2004.

KENKEL, N. C.; WALKER, D. J. Fractals in the biological sciences. **Coenoses**, v. 11, n. 2, p. 77100, 1996.

KIRILYUK, A. P. Complex-dynamical extension of the fractal paradigm and its applications in life sciences. In: **Fractals in biology and medicine**. Birkhäuser Basel, p. 233-244, 2005.

LAGOS, María Fernanda Galvis. La generalización en cartografía básica y temática. **Revista Científica**, n. 9, p. 207-239, 2006.

LEHN, Jean-Marie. Toward self-organization and complex matter. **Science**, v. 295, n. 5564, p. 2400-2403, 2002.

LEVIN, Simon. Complex adaptive systems: exploring the known, the unknown and the unknowable. **Bulletin of the American Mathematical Society**, v. 40, n. 1, p. 3-19, 2003.

LEVINS, Richard. Theory of fitness in a heterogeneous environment. I. The fitness set and adaptive function. **American Naturalist**, p. 361-373, 1962.

MANDELBROT, B. B. The fractal geometry of nature. Macmillan, 1983. p.221

NUNES NETO, Nei Freitas; CARMO, Ricardo Santos do; EL HANI, Charbel Niño. O conceito de função na ecologia contemporânea. UFBA, 2013.

NUNES-NETO, Nei Freitas; EL-HANI, Charbel Niño. O que é função? Debates na filosofia da biologia contemporânea. **Scientiae Studia**, v. 7, n. 3, p. 353-401, 2009.

PERUNOV, Nikolay; MARSLAND, Robert A.; ENGLAND, Jeremy L. Statistical physics of adaptation. **Physical Review**, v. 6, n. 2, 2016.

- PIGLIUCCI, Massimo. Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now?. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 20, n. 9, p. 481-486, 2005.
- PIGLIUCCI, Massimo. Landscapes, surfaces, and morphospaces: What are they good for. **The adaptive landscape in evolutionary biology**, p. 26-38, 2012.
- PONCE, Margarita. Explicaciones teleológicas en biología: Panorama Actual y Antecedentes Históricos. **Crítica: Revista Hispanoamericana de Filosofía**, p. 77-104, 1978.
- REICH, P. B. et al. Universal scaling of respiratory metabolism, size and nitrogen in plants. **Nature**, v. 439, n. 7075, p. 457-461, 2006.
- RICOTTA, C. From theoretical ecology to statistical physics and back: self-similar landscape metrics as a synthesis of ecological diversity and geometrical complexity. **Ecological Modelling**, v. 125, n. 2, p. 245-253, 2000.
- SCHNEIDER, Eric D.; KAY, James J. Life as a manifestation of the second law of thermodynamics. **Mathematical and computer modelling**, v. 19, n. 6-8, p. 25-48, 1994.
- SEURONT, L. **Fractals and multifractals in ecology and aquatic science**. CRC Press, 2009.
- SHLESINGER, M. F.; WEST, B. J. Complex fractal dimension of the bronchial tree. **Physical review letters**, v. 67, n. 15, p. 2106, 1991.
- SMITH, J. Maynard. Optimization theory in evolution. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 9, p. 31-56, 1978.
- SNELLING, E. P. et al. Symmorphosis and the insect respiratory system: a comparison between flight and hopping muscle. **Journal of Experimental Biology**, v. 215, n. 18, p. 3324-3333, 2012.
- TRAVIS, Joseph. Phenotypic plasticity. **Princeton guide to ecology**, S. Levin (ed.). Princeton University Press, Princeton, New Jersey, p. 65-71, 2009.
- TOLEDO, G. L.; OVALLE, I. I. **Estatística básica**. 2ª Ed. São Paulo: Atlas, 1985.
- ULANOWICZ, Robert E.; HANNON, B. M. Life and the production of entropy. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 232, n. 1267, p. 181-192, 1987.
- TAYLOR, C. Richard; WEIBEL, Ewald R. Design of the mammalian respiratory system. I. Problem and strategy. **Respiration physiology**, v. 44, n. 1, p. 1-10, 1981.
- VALVERDE, Sergi et al. Structural determinants of criticality in biological networks. **Frontiers in physiology**, v. 6, 2015.
- VELLEND, Mark. The consequences of genetic diversity in competitive communities. **Ecology**, v. 87, n. 2, p. 304-311, 2006.

VIOLLE, Cyrille et al. Let the concept of trait be functional!. **Oikos**, v. 116, n. 5, p. 882-892, 2007.

VIOLLE, Cyrille et al. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. **Trends in ecology & evolution**, v. 27, n. 4, p. 244-252, 2012.

WAINWRIGHT, Peter C. Ecomorphology: experimental functional anatomy for ecological problems. **American Zoologist**, v. 31, n. 4, p. 680-693, 1991.

WATERS, James S. Theoretical and empirical perspectives on the scaling of supply and demand in social insect colonies. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 150, n. 2, p. 99-112, 2014.

WEIBEL, Ewald R.; TAYLOR, C. Richard; HOPPELER, Hans. The concept of symmorphosis: a testable hypothesis of structure-function relationship. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 88, n. 22, p. 10357-10361, 1991.

WEST, Bruce J. Fractal physiology and the fractional calculus: a perspective. **Frontiers in physiology**, v. 1, p. 12, 2010.

WEST, G. B.; BROWN, J. H.; ENQUIST, B. J. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. **Science**, v. 276, n. 5309, p. 122-126, 1997.

WEST, G. B.; BROWN, J. H.; ENQUIST, B. J. A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. **Nature**, v. 400, n. 6745, p. 664-667, 1999a

WEST, G. B.; BROWN, J. H.; ENQUIST, B. J. The fourth dimension of life: fractal geometry and allometric scaling of organisms. **Science**, v. 284, n. 5420, p. 1677-1679, 1999b.

WEST, Geoffrey B.; BROWN, James H. The origin of allometric scaling laws in biology from genomes to ecosystems: towards a quantitative unifying theory of biological structure and organization. **Journal of experimental biology**, v. 208, n. 9, p. 1575-1592, 2005.

WEST, Geoffrey B.; BROWN, James H.; ENQUIST, Brian J. The origin of universal scaling laws in biology. **Scaling in biology**, p. 87-112, 2000.

WIKELSKI, Martin. Physiological Ecology: Animals. **Princeton guide to ecology**, S. Levin (ed.). **Princeton University Press, Princeton, New Jersey**, p. 14-19, 2009.

WRIGHT, Larry. Functions. **The Philosophical Review**, v. 82, n. 2, p. 139-168, 1973.