

¿Por qué tienen espinas los Cactus?

Una aproximación desde la teoría evolutiva

*Why do cactuses have thorns?
An approach from evolutionary theory*

Carlos A. Zavaro-Pérez

Universidad Nacional de La Plata
Facultad de Ciencias Naturales y Museo

Universidad de Belgrano
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

c.zavaro@fcnym.unlp.edu.ar

<https://orcid.org/0000-0003-3298-7383>

Felipe Maniago

Universidad Nacional de La Plata
Facultad de Ciencias Naturales y Museo

felipemaniago@fcnym.unlp.edu.ar

<https://orcid.org/0009-0007-4813-0794>

Recibido: 8 de noviembre de 2022

Aceptado: 14 de marzo de 2023

Publicado: 5 de julio de 2023

<https://doi.org/10.29057/h.v5i2.9888>

Diversidad de cactáceas. Imagen de Wirestock en: <https://www.freepik.es>

Resumen

Se discuten algunos mecanismos que explican el origen de la diversidad de especies desde la teoría evolutiva, analizando las causas históricas que han condicionado la interpretación de los caracteres morfológicos -y de su función- como respuesta a las condiciones del ambiente. Algunas evidencias relacionadas con la historia evolutiva de la familia Cactaceae y la radiación adaptativa que pudo haber acontecido en el grupo se utilizan como ejemplo con el propósito de contribuir a deconstruir el enfoque teleológico del programa adaptacionista.

Palabras clave: evolución, teleología, radiación, adaptación, homología

Abstract

In this work, some mechanisms that explain the origin of species diversity by evolutionary theory are discussed, analyzing the historical causes that have shaped the interpretation of morphological characters – and their function – as a response to environmental conditions. Some evidence related to the evolutionary history of the family Cactaceae and the adaptive radiation that could have occurred in the group is used as an example, as a contribution to deconstructing the teleological approach of the adaptationist program.

Keywords: evolution, teleology, radiation, adaptation, homology.

Introducción

Los cactus son plantas características de ambientes semidesérticos de América del Norte (México y sur de Estados Unidos), el Caribe, el norte de la región cordillerana y de la patagónica en América del Sur, y el África subsahariana; regiones en las que predomina una vegetación mayormente adaptada a condiciones de poca disponibilidad de agua.

Las especies que conforman la familia botánica de las cactáceas se caracterizan por presentar raíces que se extienden por grandes superficies y son muy eficientes en la absorción de agua, tallos fotosintéticos, y un tejido especializado en la reserva

de agua en forma de mucílago (hidrénquima). Sus hojas, además, suelen estar “transformadas” en espinas, condición que, por lo general, es interpretada en relación a la aridez del ambiente.

La idea generalizada de que estas espinas constituyen una respuesta a las condiciones del medio ha sido recurrente en biología, es por ello que la pregunta sobre su origen, que titula estas líneas, invita a indagar sobre la relación entre la estructura y la función de los caracteres morfológicos respecto a la adaptación.

La adaptación como pregunta: algunas respuestas

Las respuestas a la pregunta sobre la causa de las adaptaciones, han influido notablemente en la comprensión del origen de las especies, delineando -a lo largo de la historia de la biología evolutiva- diferentes corrientes de pensamiento y teorías con posicionamientos incluso antagónicos.

Por una parte, desde una perspectiva creacionista, que hoy converge en el diseño inteligente (Ayala, 2007) y arraiga en la llamada teología natural de William Paley, se considera que las especies son creaturas concebidas por un ser supremo. La metáfora de que la existencia de un reloj remite al relojero que lo diseñó resume esta postura. Más allá de algunas sutilezas entre argumentaciones muy diferentes, la visión fijista -que supone la inexistencia de cambios en los seres vivos atribuyéndole su origen a un arquetipo inmutable que es preconcebido- queda por fuera de la evidencia contrastable de la ciencia.

La idea de que la arquitectura de una estructura responde a un propósito ortodoxo puede concebirse también por fuera del creacionismo y se remonta, incluso, a los albores de la biología y de la filosofía. Aristóteles lo atribuía a la “causa final”. Esto es la finalidad (funcionalidad) que tendría esa estructura en un organismo y el rol que, gracias a ella, podría desempeñar en el entorno en que vive. La causa final (teleología) se basa en la existencia de otras causas concatenadas: la causa formal, la causa material y la eficiente (Barahona y Torrens, 2018). La teleología ha sido retomada por numerosos teóricos y rechazada por otros tantos al punto que desató un debate en el seno de la academia francesa que, durante el siglo XIX, polarizó dos corrientes antagónicas: el funcionalismo y el estructuralismo. Este debate, en cierta medida, perdura hasta la actualidad.

Una de esas corrientes, el funcionalismo, fue sostenida por George Cuvier (1769-1832), profesor de anatomía comparada del Museo de Historia Natural de París, argumentando que la función precede a la forma. Si esto fuera cierto, entonces existiría cierta predestinación en la morfología, de tal suerte que la arquitectura de una estructura en particular estaría condicionada por la función que desempeña en el organismo. Esa perspectiva es conducente a una interpretación de la adaptación como respuesta al ambiente, entendiendo que la similitud entre estructuras responde a una misma solución funcional para un mismo problema estructural (Ochoa y Barahona, 2016). Más que el “por qué”, el funcionalismo responde, entonces, al “para qué”. Bajo esta óptica, las

espinas de los cactus serían estructuras que le servirían a la planta “para” evitar la transpiración.

Estos postulados fueron ampliamente cuestionados por Étienne Geoffroy Saint-Hilaire (1772-1844) quien confrontó las ideas de Cuvier. De esta manera Geoffroy, también profesor del Museo de Historia Natural de París, concluyó, sobre la base del estudio comparativo de la anatomía de mamíferos, que los caracteres repetidos en el esqueleto de diferentes especies, e incluso de grupos diferentes de vertebrados, constituyen un indicio de que el origen de esos rasgos morfológicos radica en la existencia de un patrón estructural (Ochoa y Barahona, 2016) que remite a un ancestro en común. Bajo esta perspectiva, la función que desempeña una estructura en el organismo es resultado de su arquitectura y no la causa de ésta.

Charles Darwin (1809-1882), años más tarde, en su teoría sobre el origen de las especies deja entrever la idea de que la diversidad de organismos existentes tiene un origen común (Caponi, 2011). No obstante, sus postulados adolecen de cierta tendencia funcionalista condicionada por la supervivencia del más apto. Según Darwin, la variabilidad existente en una población, produce la supervivencia diferencial de algunos organismos. Aquellos individuos con variables más aptas para un determinado momento y lugar serían capaces de sobrevivir y reproducirse. En consecuencia, dejarían una mayor descendencia que sería capaz de heredar esa combinación de rasgos ventajosos.

La acumulación de cambios en las siguientes generaciones iría, según el autor, transformando progresivamente a las poblaciones en algo distinto de aquella que las originó. En esta visión sobre los caracteres ventajosos, que hacen “más aptos” a quienes los heredan, radica la idea de la adaptación como respuesta a las presiones selectivas. En otras palabras, de la lectura de la teoría de Darwin se ha concluido que las adaptaciones son un ajuste de los organismos al ambiente.



Metáfora del reloj y el relojero. Autor: Yehuda Pen, *The clockmaker* (1924). Oleo sobre lienzo. Fuente: Wikimedia Commons.

La crítica al enfoque adaptacionista

Stephen Jay Gould (1941-2002), uno de los más prestigiosos paleontólogos, criticó la idea de la adaptación como respuesta al ambiente. Su análisis rechaza tanto la mirada teleológica que subyace en el funcionalismo, como el rol que se le ha atribuido, en esa misma línea de pensamiento, a la selección natural. La postura de Gould se basa en la alegoría de las enjutas de la basílica de San Marco (Gould y Lewontin, 1979) interpelando al lector con relación al hecho de que los triángulos que se forman por la confluencia de los arcos que sostienen la cúpula del altar mayor son consecuencia de la estructura arquitectónica del edificio, pero no fueron hechos para ser pintados ya que los ornamentos de las enjutas es una función secundaria.

Del mismo modo, podrían ser entendidas -en la biología evolutiva- la función que tienen las espinas de los cactus al contribuir a disminuir la transpiración de la planta en un ambiente donde el agua constituye un recurso escaso. En otras palabras, la presencia de espinas no sería una respuesta de las plantas a las condiciones del ambiente, sino una consecuencia de la evolución de los patrones morfológicos en un ambiente determinado.

¿Cuál es entonces el origen de las adaptaciones? La existencia de un patrón estructural permite explicar la presencia de caracteres homólogos en especies diferentes relacionadas históricamente con un mismo antecesor común. Si las especies relacionadas evolutivamente comparten un mismo carácter o variaciones de éste es porque esos rasgos (homólogos) debieron estar presentes en las poblaciones naturales de las que derivan. De esta manera, las variaciones serían resultado de las innovaciones introducidas por la evolución.

Las especies actuales de cactus entonces, derivarían de poblaciones que en el pasado pudieron tener hojas (de hecho existen algunas especies en la actualidad con hojas desarrolladas, además de espinas). La aparición de las espinas en algunos individuos de esas poblaciones pudo deberse a procesos de reducción y lignificación de las hojas. Esta hipótesis puede ser explicada a partir de dos premisas consideradas en la teoría sintética de la evolución: por una parte, la variabilidad genética existente en las poblaciones de una especie, que es resultado de la recombinación de genotipos de los individuos que la conforman, y por otra, la premisa de que los cambios que puedan producirse en esas poblaciones son introducidos por azar.

El hecho de que los individuos que conforman una población sean diferentes entre sí, y que los rasgos que los caracterizan (fenotipo) se encuentren encriptados en la molécula de ADN (genotipo), constituye una evidencia de la relevancia que tiene la herencia tanto, en el mantenimiento de los patrones morfológicos ancestrales en las nuevas generaciones, como en la adquisición y expresión de nuevas variantes de esos caracteres gracias a los mecanismos de la evolución.

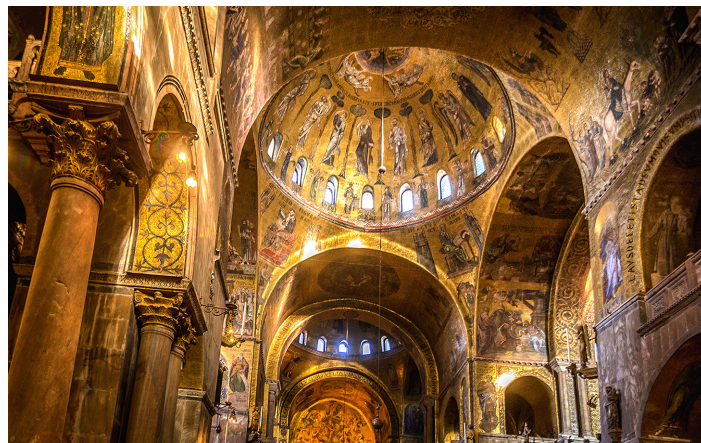


Imagen de las enjutas de la Basílica de San Marcos (Venecia).
Fuente: Zaire, Wikimedia Commons.

Los mecanismos de la evolución: el enfoque de la teoría sintética

La mutación ha sido uno de los mecanismos de la microevolución al que, erróneamente, se le ha atribuido una mayor relevancia en la introducción de cambios en las poblaciones. Si bien son relativamente frecuentes, aquellas que ocurren en las células del cuerpo (somáticas) no son heredables y por lo tanto no se transmiten a las generaciones futuras. Solo son relevantes, en términos evolutivos, aquellas que se producen en las células gaméticas (que participan en la reproducción sexual) o las que ocurren en los genes homeóticos, que son aquellos que en las células embrionarias regulan la expresión de otros genes, ya sea durante el desarrollo del embrión como en la formación de las flores (Zavaro-Pérez y Maniago, 2020).

Si bien la mayoría de las mutaciones podrían ser letales, otras podrían representarles cierta ventaja. De esta manera, la selección natural, de acuerdo a la teoría sintética operaría en dos sentidos: la selección negativa, eliminaría de las poblaciones a aquellos individuos con mutaciones letales, y por otra, la selección positiva conservaría a aquellos cuyo genoma pudiera representarles una ventaja adaptativa. La selección modula, entonces, la frecuencia de los caracteres en las poblaciones.

Existe más de una manera en la que este mecanismo de selección podría operar en las poblaciones naturales (Ginnobili, 2018). Por un lado, en un ambiente mayormente homogéneo, la selección denominada estabilizadora, podría aumentar la frecuencia de los rasgos (alelos) más comunes, mientras que en un ambiente heterogéneo, la selección disruptiva -ya sea espacial o temporal- aumentaría la frecuencia de ciertos rasgos fenotípicos por sobre otros, generando subpoblaciones (demos) que pueden distinguirse de otros demos por las variantes de esos caracteres.

Si posteriormente, en cada uno de esos demos actuara la selección estabilizadora, aumentaría significativamente la frecuencia de esos rasgos. Algo similar ocurre bajo la

influencia de la selección sexual siempre que un determinado carácter sea la causa del apareamiento entre dos individuos, aumentando su frecuencia en las siguientes generaciones. Estos fenómenos constituyen el sustrato propicio para el origen de nuevas especies.

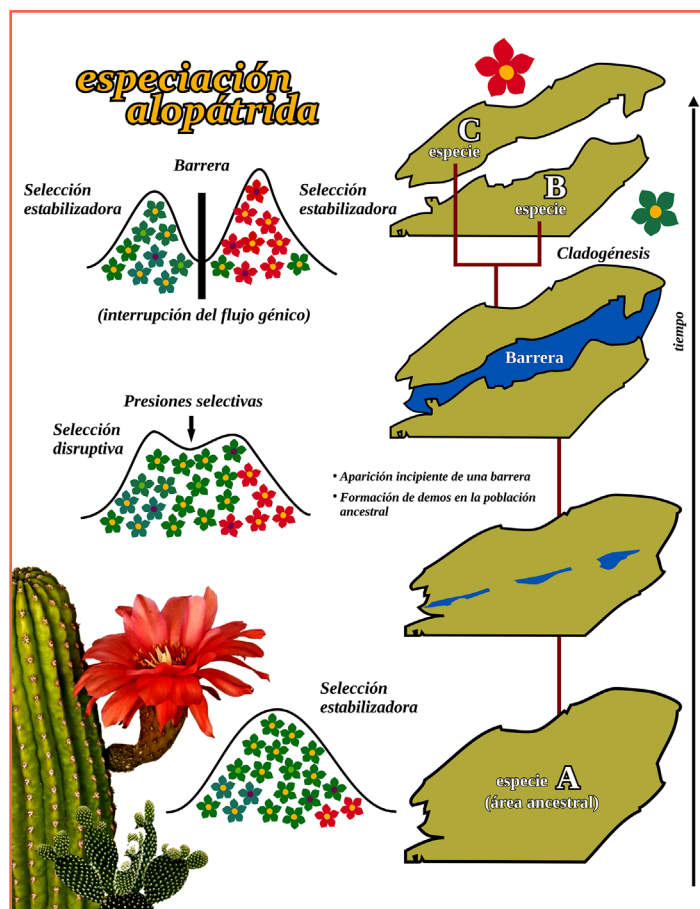
Darwin, en 1859, en su obra *“On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life”*, ya había esbozado este mecanismo, atribuyéndole a la reproducción diferencial de aquellos individuos más aptos, el origen de los cambios que eran introducidos gradualmente en las poblaciones y que permitirían explicar, en su opinión, el origen de las especies. No obstante, la selección natural no constituye un mecanismo capaz de introducir variabilidad en las poblaciones y por tanto no originaría por sí misma nuevas especies, sino que sería la responsable de orientar y administrar el cambio evolutivo (Salgado y Arcucci, 2016) a partir de la variabilidad genética existente en los individuos de esas poblaciones que es producida por mutación o recombinación durante la formación de las gametas que se fecundan durante la reproducción sexual.

Según esta lógica, en una población podrían existir diversas combinaciones para algunos caracteres, por ejemplo: el tamaño de las hojas, la presencia de un tejido de reserva (hidrénquima) o la presencia de espinas. Aquellos individuos más “aptos”, ante las condiciones de un ambiente en proceso de desertización, podrían ser seleccionados por sobre aquellos que -a causa de su genoma- estarían menos posibilitados, ¿adaptados?, para sobrevivir en esas mismas condiciones y dejar descendencia.

En este proceso se va modificando la estructura de esas poblaciones en las siguientes generaciones de modo tal que son precisamente esos rasgos los que podrían aumentar su frecuencia. La variabilidad existente en las poblaciones es un indicador de que los individuos que las integran -al ser diferentes entre sí- puedan desplegar diversas estrategias de supervivencia ante los cambios drásticos del ambiente. A pesar de ello, las variaciones graduales que introducen los mecanismos de la microevolución en las poblaciones no serían suficientes para explicar el origen de nuevas especies.

La especiación como proceso

Si la estructura de las nuevas generaciones está condicionada por la composición de las poblaciones actuales y por la reproducción sexual, entonces la interrupción del flujo génico (transferencia de genes entre individuos de poblaciones o demos diferentes), constituye uno de los mecanismos de la microevolución capaz de garantizar las primeras etapas de aislamiento que caracterizan a los procesos de especiación. La interrupción del flujo génico podría deberse a diferentes factores que terminan operando como barreras a la reproducción. Por una parte, la aparición de una barrera física (una cordillera, un cuerpo de agua, la deforestación y otras tantas) podría fragmentar la población original a tal punto que a ambos lados de esa



Proceso de especiación alopátrida. Observe la separación espacial de las subpoblaciones a partir de una población original y la acción de la selección natural.

Imagen: Carlos A. Zavaro-Pérez y Felipe Maniago.

barrera se favorecería un reordenamiento de las frecuencias de los alelos (perdiéndose, incluso, algunos de ellos) en las generaciones siguientes.

Si en una de esas poblaciones disyuntas -a ambos lados de la barrera- ocurriera, por ejemplo, una mutación favorable o apareciera -gracias a la reproducción sexual- una nueva combinación de caracteres, la interrupción del flujo génico impediría que esos rasgos se propaguen en la otra población, ocasionando la diversificación de ambas. En esas condiciones, la acción de la selección natural podría provocar un proceso de divergencia, que, de permanecer el aislamiento, conllevaría a la aparición de nuevas especies (especiación alopátrida) con rasgos diferentes y con posibilidades de explotar nuevos nichos ecológicos.

En otro escenario, las nuevas especies podrían aparecer sin una interrupción del flujo génico que se deba a la separación física de ambas subpoblaciones (especiación simpátrida). En ese caso la barrera podría deberse a una separación temporal, por el desplazamiento de las fechas de floración que impediría que algunos individuos -aun habitando en una misma área- puedan reproducirse entre sí. El mismo fenómeno con consecuencias similares podría ocurrir si ciertas flores dejaran de ser visitadas por sus polinizadores habituales o por el contrario comenzaran, a causa de su morfología, a ser visitadas por un nuevo polinizador que

no sería atraído por otras plantas de la población original. La aparición de barreras a la reproducción generaría entonces las condiciones de aislamiento necesarias para que acontezca la especiación.

La radiación adaptativa en la evolución

Si bien Darwin consideraba que la especiación transcurría de manera gradual y constante, Gould, por su parte, reconoce dos modelos diferentes. En uno de ellos, al que denomina anagénesis, la secuencia de cambios en una población ancestral daría como resultado una sucesión de especies que se reemplazan en el tiempo, aunque la interpretación de este proceso resulta polémica a causa de la dificultad para establecer, con certeza, los límites y la identidad de cada una de esas especies.

Un segundo modelo introduce el concepto de radiación adaptativa, es decir la aparición de varias especies por especiación divergente (cladogénesis) en un período corto de tiempo. Estas especies, derivadas de un mismo antecesor, no se reemplazarían entre sí, sino que coexisten. Estos eventos de especiación divergente (cladogénesis) alternarían con períodos en los que solo actuarían sobre esas poblaciones los mecanismos de la microevolución (estasis) configurando una suerte de equilibrios puntuados (Gould y Eldredge, 1972).

La biología ha desarrollado diferentes metodologías para estudiar la radiación adaptativa. Una de ellas, la cladística, permite reconstruir la historia evolutiva de un grupo taxonómico y encontrar, tanto aquellos rasgos compartidos por todas las especies que develan la existencia del ancestro común, como estudiar la secuencia de transformación de los caracteres que, considerados como novedades evolutivas (sinapomorfias), representan las marcas distintivas de la aparición de esas nuevas especies o grupos taxonómicos (géneros, subfamilias, familias, etc.).

En los nodos que conforman el árbol filogenético (cladograma) es posible ubicar a los ancestros hipotéticos, mientras que los agrupamientos (clados) de ese árbol representan a los subgrupos conformados por especies que comparten sinapomorfias y, por ende, pertenecen a una misma rama evolutiva (linaje).

La adquisición de algunas de esas novedades podrían deberse a procesos como la alometría, que implica el crecimiento de ciertas estructuras de manera diferencial transformando la relación métrica entre sus partes y por tanto su morfología y fisiología, o la heterocronía (Picasso, 2007) que supone una alteración del ritmo al que se producen los procesos del desarrollo embrionario en los seres vivos. Estas novedades no solo implican modificaciones estructurales, sino también nuevas funciones que podrían representarles a esos organismos la posibilidad de ocupar nuevos nichos ecológicos.

A modo de ejemplo

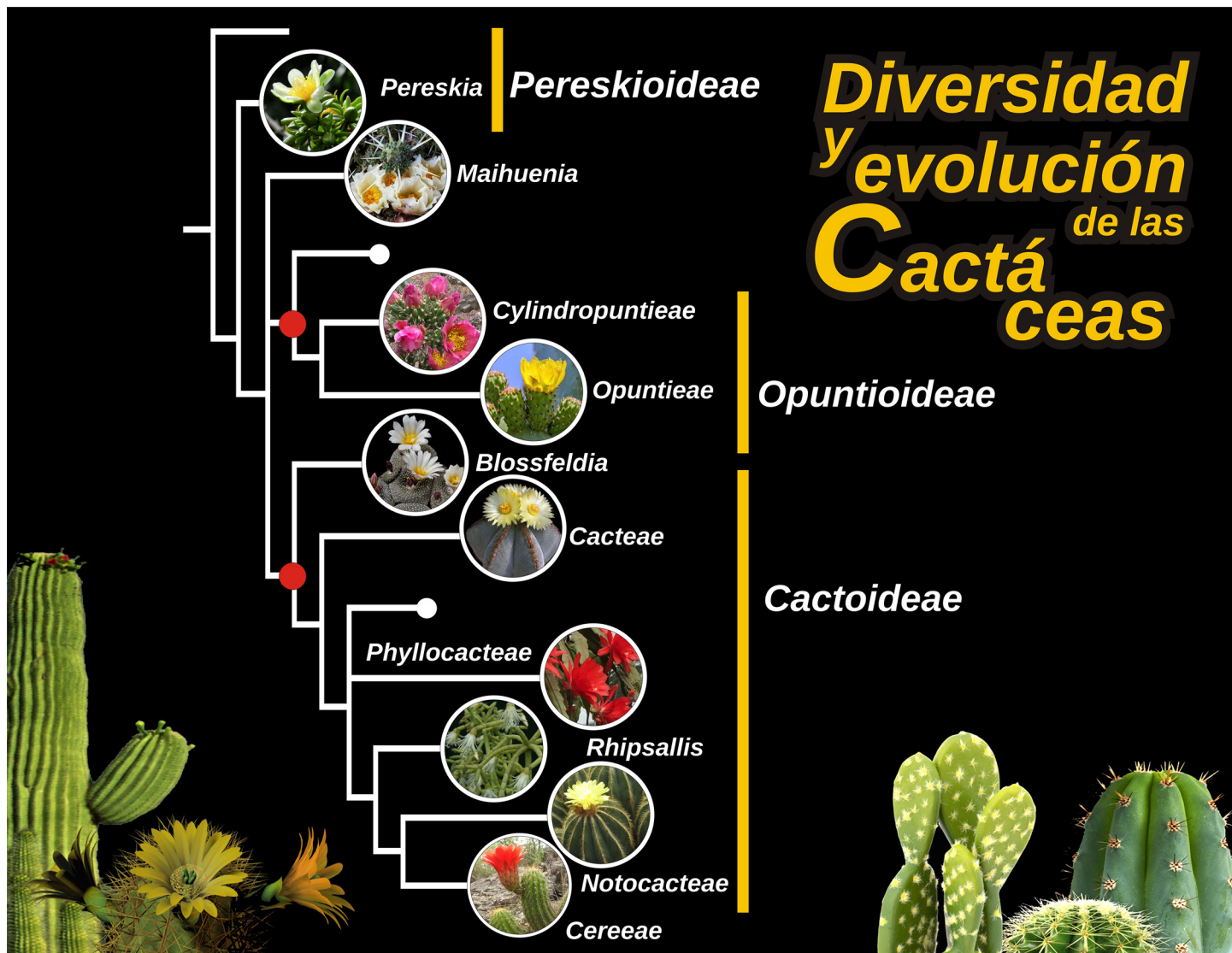
Siguiendo esta lógica, el cladograma simplificado de la familia Cactaceae, que está basado en evidencia molecular (Nyffeler y Eggli, 2010; Bárcenas *et al.*, 2011) permitiría reconstruir una historia evolutiva en la que es posible identificar los procesos de cladogénesis que pudieron haber marcado el surgimiento de nuevas especies -y grupos de especies (géneros)- como resultado de la adquisición de novedades evolutivas.

La evolución entonces no solo se manifiesta como un proceso innovador con ensayos de nuevas variantes, sino también conservando aquellas probablemente más ventajosas. Si tomamos a las espinas foliares como ejemplo, estas podrían haber surgido como la novedad evolutiva en un demo de una población ancestral de plantas con hojas fotosintéticas desarrolladas y con características similares a las del grupo actual de las Pereskioideae. Las espinas podrían haberse generalizado en las siguientes generaciones pasando entonces a ser parte del patrón estructural del grupo. Luego, un evento de radiación adaptativa donde la presencia de espinas se conserve, podría dar como resultado una diversidad de especies que, si bien se distinguen por otros caracteres, llevan las espinas como marca de su ancestría en común.

Procesos de esta naturaleza han sido responsables de las cerca de 2,000 especies de la familia que hoy se conocen y que están agrupadas en casi 300 géneros. Cada uno de esos géneros, según los estudios moleculares más recientes, conforman patrones que convergen evolutivamente en tres subfamilias: las **Pereskioideae**, que además de espinas presentan hojas fotosintéticas y pareciera ser el grupo hermano de las restantes subfamilias donde la espinescencia constituye un carácter compartido: las **Opuntioideae** con tallos cilíndricos o mayormente aplanados, y las **Cactoideae** que incluye a los cactus terrestres o epífitos con tallos mayormente globosos.

Si bien los cladogramas dan cuenta de la manera en que han ido introduciéndose y conservándose las novedades durante la evolución, también permite formular posibles hipótesis acerca de qué tipo de especiación (alopátrida o simpátrida) podría explicar los patrones de agrupamiento (clados). Si sustituyésemos las especies (o géneros) que conforman cada clado por las áreas en las que esas especies se distribuyen, podríamos predecir los eventos de especiación e incluso la naturaleza de las barreras que pudieron haber impedido el flujo génico entre las poblaciones que les dieron origen.


En los eventos que narran los cladogramas y, que permiten estudiar la evolución de la vida, no solo es posible conocer la transformación de las estructuras y de las funciones que ellas desempeñan en el organismo, sino también la manera en que esas nuevas especies han ido modificando las relaciones que establecen con el ambiente en que ocurren y con el resto de las especies con las que conviven. Esta dinámica ha ido dibujando los paisajes a lo largo de la historia de la Tierra y con ella se ha ido escribiendo la historia de quienes la habitan.



Historia evolutiva de la familia Cactaceae. Cladograma basado en evidencia molecular. Observe las diferentes ramas que conforman los clados y que reúne a las subfamilias Pereskioideae (la más basal y antigua), y las subfamilias Opuntioideae y Cactoideae. Los puntos rojos refieren a los ancestros hipotéticos, es decir a poblaciones que sufrieron en el pasado procesos de radiación adaptativa que son responsables del origen de la diversidad de géneros (y especies) que integran cada uno de los clados (subfamilias). **Imagen:** Carlos A. Zavaro-Pérez y Felipe Maniago.

Sintetizando...

La diversidad de especies de cactáceas existente, constituye tan solo un ejemplo de la relevancia de la evolución como proceso. Sus espinas entonces, no son la respuesta directa al ambiente en que viven para minimizar la pérdida de agua como estrategia para enfrentar la desecación, tal como podría interpretarse desde una visión teleológica y funcionalista que presenta a la adaptación como algo asombroso. Por el contrario, la adquisición de las espinas en algunos individuos de poblaciones ancestrales pudo haber sido la razón de su supervivencia. Esto es, los cactus no tienen espinas para evitar la desecación sino que evitan la transpiración debido a la presencia de espinas. Pareciera que la frase anterior es un juego de palabras, pero en ese juego se juega la esencia de la teoría evolutiva y, en consecuencia, una visión del mundo antagónica a la metáfora creacionista del reloj y el relojero. De esta manera, no hay dudas de que

las adaptaciones son resultado de un proceso impredecible que ha moldeado la maravilla de ese mundo que tanto nos asombra. 

Agradecimientos

Los autores desean expresar su agradecimiento a la Lic. Florencia Dosil y a los Dres. Diego Gutiérrez, Javier Gelfo y Jorge V. Crisci por sus acertados comentarios y sugerencias. También agradecemos las sugerencias de los revisores proporcionados por la revista y la lectura cuidadosa de aquellas personas que sin ser especialistas en la temática, contribuyeron notablemente con sus observaciones a mejorar la redacción en pos de una mayor comprensión del tema.

Referencias

- Ayala, F. J. (2007). Darwin y el diseño inteligente. Madrid: Alianza.
- Barahona, A. y Torrens, E. (2018). El telos aristotélico y su influencia en la biología moderna. *Ludus Vitalis*, 12 (21), 161-178. <http://ludusvitalis.org/ojs/index.php/ludus/article/viewFile/553/555>
- Bárcenas, R. T., Yesson, C. y Hawkins, J. A. (2011). Molecular systematics of the Cactaceae. *Cladistics*, 27(5), 470-489. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2011.00350.x>
- Caponi, G. (2011). Ideal de orden natural y objetivo explanatorio de la teoría de la selección natural. *Filosofía Unisinos*, 12 (1), 20-37. <https://core.ac.uk/download/pdf/228886075.pdf>
- Ginnobili, S. (2018). La teoría de la selección natural. Una exploración metacientífica. Bernal: Universidad Nacional de Quilmes.
- Gould, S. J. y Eldredge, N. (1972). Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. *Models in Paleobiology*, 82-115.
- Gould, S. J. y Lewontin, R. C. (1979). The spandrels of San Marco and the panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society of London*, 205, 581-98.
- Nyffeler, R. y Eggli, U. (2010). A farewell to dated ideas and concepts: molecular phylogenetics and a revised suprageneric classification of the family Cactaceae. *Schumannia*, 6, 109-149. <https://doi.org/10.5167/uzh-43285>
- Ochoa, C. y Barahona, A. (2016). El debate entre Cuvier y Geoffroy y el origen de la homología y la analogía. *Ludus Vitalis*, 17 (32), 37-54. <http://ludusvitalis.org/ojs/index.php/ludus/article/view/243>
- Picasso, M. (2007). Heterocronía, generadora de cambios biológicos. *Museo*, 21, 27-31. <http://sedici.unlp.edu.ar/handle/10915/47291>
- Salgado, L. y Arcucci, A. (2016). Teoría de la evolución. Notas desde el sur. Viedma: Editorial UNRN.
- Zavaro-Pérez, C. A. y Maniago, F. (2020). Sobre el origen de la diversidad de las plantas con flores. *Museo*, 32, 83-90. <http://sedici.unlp.edu.ar/handle/10915/117461>