

4.5

Tamaño y Complejidad: Generalizaciones Evolutivas del Cambio Morfológico

Borja Esteve Altava y Diego Rasskin Gutman

Grupo de Biología Teórica. Instituto Cavanilles de Biodiversidad y Biología Evolutiva. Universidad de Valencia. Parc Científic Universitat de Valencia 46980. Paterna. Valencia. España.

RESUMEN

El concepto de cambio morfológico direccional jugó un papel clave en los orígenes de la teoría evolutiva. Su vigencia hoy en día se ha visto menoscabada por el neutralismo y el equilibrio puntuado, dos teorías procedentes de campos tan distantes como la genética de poblaciones y la paleontología. Sin embargo, el estudio del cambio direccional sigue contribuyendo de manera importante a la teoría evolutiva en su conjunto. La descripción y formalización de tendencias y patrones morfológicos direccionales a lo largo del proceso evolutivo ha estado tradicionalmente ligada al enunciado de leyes empíricas. Ejemplos de ello son la Ley de Cope de incremento de tamaño, la ley de Dollo de irreversibilidad, el establecimiento de las reglas de proporción alométrica, las reglas ecomorfológicas relativas al tamaño y a la superficie del cuerpo y las reglas de simetría o de repetición de segmentos corporales en la arquitectura animal. Las tendencias pueden generarse como resultado de la acción concertada de diversos procesos internos y externos. Entre los primeros destacan las consecuencias de las restricciones impuestas por el programa de desarrollo y el cambio en las tasas de desarrollo. Una hipótesis reciente identifica a la tendencia al aumento del tamaño corporal en algún momento de la historia evolutiva de un linaje como nexo de unión entre las distintas escalas de organización biológica. Según dicha hipótesis, las tendencias evolutivas se suceden dentro de un ciclo causal que liga la complejidad genómica y morfológica, el tamaño corporal y el tamaño poblacional. La acción concertada de estos tres factores integra a los procesos externos (procedentes del ambiente) e internos (como parte de la dinámica del desarrollo) como motores del cambio evolutivo.

1. ANTECEDENTES

1.1. EL CONCEPTO DE DIRECCIONALIDAD DENTRO DE LA TEORÍA EVOLUTIVA. La direccionalidad en el cambio evolutivo es un concepto que ha sido analizado tanto en el ámbito del cambio morfológico como del cambio molecular. Mientras que en el caso de la morfología las tendencias se han analizado empíricamente con anterioridad a la teoría evolutiva por selección natural de Darwin, el caso de la direccionalidad en el cambio molecular tendría que esperar hasta después de la teoría sintética, en la segunda mitad del siglo XX, una vez afianzadas las técnicas de biología molecular. En efecto, el concepto de direccionalidad ha estado

relacionado con las ideas evolutivas desde el siglo XVIII, siendo este el eje principal de la teoría de Lamarck, quien postuló la existencia de una tendencia progresiva directa en la producción de formas vivas cada vez más complejas, en lo que se conocía, desde Aristóteles, como la gran "cadena del ser". En la teoría de Darwin, los cambios graduales y uniformes generan tendencias progresivas hacia un incremento de la adaptabilidad a lo largo de los linajes. Darwin recoge así tanto la idea de direccionalidad como la de progreso evolutivo, dotándolas de un mecanismo, la selección natural, que promueve una adaptación al medio cada vez más eficaz.

La existencia de un progresivo incremento de complejidad fue utilizada también por los defensores de la ortogénesis, hoy en día devaluada, que veían en el registro fósil una clara dirección en la evolución. Tanto en el lamarckismo como en la ortogénesis, las intuiciones acerca de la direccionalidad evolutiva aparecen por la fuerte unión entre herencia y crecimiento (desarrollo en términos actuales) que presentan ambas posturas. Esta visión de la herencia y el desarrollo como un todo en evolución permitía relacionar la dirección evolutiva y la herencia de caracteres adquiridos. No sería hasta principios del siglo XX cuando esta relación se disociaría, con la llegada de la teoría sintética de la evolución, mediante el establecimiento de los mecanismos genéticos de la herencia en el contexto evolutivo. Como consecuencia, el crecimiento y desarrollo de los organismos quedó relegado a una caja negra entre el genotipo responsable de la herencia y el fenotipo sujeto a selección natural, mientras que tanto el desarrollo embrionario como la direccionalidad dejaron de interesar a las teorías evolutivas entonces vigentes.

En este contexto, la visión gradual y uniforme de la dinámica evolutiva darwinista fue adoptada por la teoría sintética, dotándola de un mecanismo basado en el cambio de las frecuencias génicas dentro de una población. La noción de progreso fue substituida por la mejor o peor adaptación a un paisaje adaptativo siempre cambiante. Así, bajo el marco teórico de la teoría sintética, las tendencias macroevolutivas se entienden como una extrapolación directa de los procesos microevolutivos, es decir, los cambios que ocurren a nivel poblacional. Por ejemplo, la sucesión gradual de especies en un linaje (anagénesis) generaría una tendencia evolutiva siempre y cuando la presión de selección permaneciera constante en el tiempo.

Ya en el ámbito estrictamente molecular, a partir del desarrollo de la teoría neutralista de la evolución de Kimura, el fundamento molecular del cambio evolutivo direccional tuvo que ser revisado bajo un nuevo paradigma. Al introducirse el concepto de deriva génica como uno de los principales mecanismos evolutivos, la dinámica constante y aleatoria a nivel de los genomas, consistente en la acumulación de mutaciones neutras, pasó a ser el causante principal del cambio evolutivo. Una visión incompatible con el concepto tradicional de selección y evolución direccional. Desaparece aquí cualquier mecanismo activo para la generación de tendencias moleculares, quedando estas como anécdotas estadísticas improbables, lo que constituiría, por extrapolación, un desafío al concepto de direccionalidad evolutiva en general.

El segundo desafío al concepto de direccionalidad, también en la década de los años setenta del siglo pasado, provino del campo de la

paleontología, cuyos datos se ajustan mucho mejor a un modelo saltacionista o puntuacionista. En este modelo de cambio evolutivo las especies muestran largos períodos de estasis morfológica seguidos de pulsos rápidos y cortos de cambio, coincidiendo con los eventos de especiación. Según la hipótesis del Equilibrio Puntuado (1), los linajes no cambian sustancialmente durante su vida, permaneciendo en estasis o equilibrio morfológico, hasta que acontece un evento de especiación, especialmente en poblaciones periféricas (especiación peripátrida). Así pues, bajo este paradigma no pueden tener lugar tendencias anagenéticas en los linajes, y la inevitable direccionalidad gradual desaparece del escenario evolutivo. En cambio, aparece un nuevo sentido para las tendencias macroevolutivas. Las tendencias pasan a entenderse dentro de los procesos que dan origen a los grupos superiores (cladogénesis) durante sucesivos eventos de especiación.

Actualmente, los trabajos paleontológicos más recientes han puesto de manifiesto que las tendencias evolutivas, pese a ser poco frecuentes (entorno a un 5% del cambio evolutivo) están dispersas ampliamente en la historia evolutiva de muchos tipos de organismos. Además, el registro fósil presenta, por igual, tanto evidencia de evolución gradual como saltacional, con lo que las tendencias evolutivas aparecen tanto de un modo anagenético como cladogenético. Cabe destacar la mayor frecuencia de tendencias evolutivas relativas a cambios de tamaño, respecto a tendencias de cambio de forma (revisado en (2)). Así pues, si bien la importancia relativa en cuanto a la frecuencia del cambio direccional ha sido acotada por los estudios del registro fósil, la importancia evolutiva de las tendencias en caracteres clave, como pueda ser el tamaño corporal, sigue pendiente de análisis.

No obstante, las tendencias evolutivas han sido tradicionalmente relegadas de los estudios neodarwinistas, que enfatizaban la importancia de la velocidad del cambio evolutivo frente a su dirección. De un tiempo a esta parte, el interés por la direccionalidad del cambio evolutivo se ha reavivado, incrementándose la reflexión e investigación al respecto. Aún con el énfasis de la investigación empírica centrada en el estudio de los mecanismos genético-poblacionales, el efecto de los procesos internos del desarrollo sobre la evolución toma mayor fuerza como proceso causal de direccionalidad evolutiva (dando cabida, por ejemplo, a versiones modernas del lamarckismo basadas en mecanismos epigenéticos que actúan sobre el genoma). Una comprensión más precisa del cambio morfológico direccional requiere una reconciliación entre los mecanismos externos, basados en cambios del paisaje adaptativo y selección natural, y los mecanismos internos de cambio genómico y del desarrollo.

1.2. TENDENCIAS EVOLUTIVAS Y LAS LEYES EMPÍRICAS DE LA EVOLUCIÓN. Las tendencias evolutivas se caracterizan por una secuencia reconocible de eventos que cambian en una dirección dada, es decir, se trata de patrones direccionales. Podemos encontrar tendencias evolutivas a lo largo de todas las escalas de organización biológica, desde la escala molecular hasta la ecológica, pasando por la morfológica. Con todo, el nivel morfológico es especialmente importante en el análisis de las tendencias evolutivas, gracias a las posibilidades que ofrecen el estudio comparado del

registro fósil así como la anatomía comparada de los grupos actuales. El estudio de estos patrones ha dado lugar al establecimiento de distintas leyes empíricas para explicar el cambio morfológico durante la dinámica evolutiva de un linaje; entre estas leyes destacan las reglas exponenciales de crecimiento, encapsuladas en las relaciones de alometría, las reglas ecomorfológicas del tamaño corporal, como la regla de Bergman, o las reglas de simetría y repetición serial de los animales bilaterios.

Las tendencias alométricas son sin duda de gran importancia en la teoría evolutiva moderna, una pieza fundamental para los modelos cuantitativos en morfología. Propuestas por Snell en el siglo XIX y formalizadas por Huxley (3), la alometría relaciona cambios de proporción entre una característica fenotípica y una medida estándar como tamaño o masa corporal (cuando se estudia una serie ontogenética, la alometría muestra la relación entre crecimiento y cambio de forma diferencial). Estas tendencias dan lugar a leyes de escala ("*power laws*") en donde una ecuación exponencial ajusta los datos empíricos. El valor del exponente es característico para cada tendencia (algunos son muy conocidos, como 2/3 para la superficie corporal y 3/4 para la tasa metabólica en mamíferos). Un modelo fractal que da cuenta de las relaciones alométricas en relación a los requerimientos energéticos fue propuesto por West y colaboradores (4) y supone uno de los modelos evolutivos más elegantes de la biología teórica.

Existen también generalizaciones evolutivas donde la complejidad, bien sea de las estructuras genómicas, celulares o morfológicas, juega un papel evolutivo importante. Con todo, las leyes empíricas más conocidas están establecidas a partir de generalizaciones evolutivas del cambio morfológico (figura 1).

1.2.1. Origen interno de las tendencias evolutivas. Entre las diversas clasificaciones que puede hacerse acerca de las causas del cambio evolutivo, la más inmediata es la que separa los procesos externos (procedentes del ambiente) de los procesos internos (presentes en los propios organismos). En organismos pluricelulares, los agentes internos proceden de la dinámica de desarrollo embrionario. Estos cambios de los procesos de desarrollo son una fuente de variación sobre la que posteriormente actúa la selección natural, a modo de filtro, conservando las combinaciones más aptas (5). Las restricciones del desarrollo pueden generar un cambio morfológico direccional ya que cualquier nuevo evento tiende a integrarse en el proceso de desarrollo y resulta difícil de eliminar con posterioridad. Esta dinámica de restricciones genera lo que ha sido denominado como afianzamiento del desarrollo ("*developmental entrenchment*" según Wimsatt (6)), lo cual sesga el camino a tomar por los linajes y, consecuentemente, la posibilidad de generar tendencias evolutivas. La estabilidad del desarrollo impone una pseudo regla de Dollo que reduce las probabilidades del cambio en contra de dicha dirección en el futuro, encauzando un cambio evolutivo direccional (una expresión de la teoría de canalización de Waddington).

Nombre	Tipo	Relación Empírica
Correlación y Subordinación de partes (Cuvier)	3	Posición de partes
Leyes de Alometría	3	Ratios de crecimiento entre partes
Leyes Biogénicas	1, 3	Filotipos y Filogenia
Leyes de Covariación de Buckman	2	Ornamentación y enrollamiento de las conchas y la presión
Ley de Kleiber	3	Ratio metabólico y tamaño
Ley de Williston	1	Número de homologías seriales
Principio de Conectividad (Geoffroy St. Hilaire)	3	Posición de partes
Regla de Allen	2	Superficie y latitud
Regla de Bergman	2	Relación entre la latitud y el tamaño corporal
Regla de Cope	1	Incremento del tamaño
Regla de Dollo	1, 3	Irreversibilidad de sucesos
Regla de Jordan	2	Relación entre temperatura y caracteres merísticos
Regla de Rensch	3	Tamaño y dimorfismo sexual
Regla de Simetría	3	Simetría de las partes
Regla de Tagmosis	3	Segmentos homólogos

Figura 1. Generalizaciones Evolutivas del Cambio Morfológico. Distintas tendencias evolutivas han sido recogidas como leyes empíricas de cambio morfológico en un sentido 1) evolutivo, cuando estas respondían a observaciones macroevolutivas entre taxones, 2) biogeográfico, cuando los patrones de forma o tamaño se correlacionan con tendencias ambientales según la distribución geográfica de los organismos, o 3) morfogenético, cuando las relaciones derivan de los procesos del desarrollo de los organismos.

Además de su papel canalizador, el desarrollo de los organismos es un proceso causal interno que da cuenta de innovaciones y tendencias evolutivas, mediante su reprogramación. Dos mecanismos juegan un papel fundamental en esta reconfiguración: la heterocronía y la heterotopía. Ambos están relacionados con el cambio temporal y espacial de los eventos embrionarios, aunque no es extraño que se den al mismo tiempo. El registro fósil nos muestra con frecuencia cómo estos cambios del desarrollo pueden dar lugar a tendencias evolutivas (7). La heterocronía es uno de los procesos internos que puede dar cuenta de muchas tendencias evolutivas, entre ellas el aumento de tamaño corporal (también llamado hiper morfosis).

Se define como un cambio en la velocidad o el momento en el que suceden los eventos del desarrollo, respecto al ancestro, lo cual resulta en paralelismos entre las trayectorias ontogenéticas y las filogenéticas. Esto sucede porque el ancestro y el descendiente comparten un patrón de cambio morfológico. Se trata de una causa potencial para el cambio evolutivo (recuérdese las relaciones alométricas), incluso cuando el orden relativo de los distintos eventos permanece inalterado. La heterotopía es un cambio evolutivo en el patrón espacial de los elementos del desarrollo sin que se vea afectado el número de elementos, en una especie de reconfiguración del orden de los elementos embrionarios. Esta alteración en el posicionamiento de eventos puede tener un gran impacto evolutivo.

La relación entre la diversidad interna (medida como el número de tipos celulares distintos) y el tamaño corporal fue puesta de manifiesto por Bonner (8). Dicha relación puede asimismo generar tendencias evolutivas debido a que los organismos tienden a acumular variación de forma espontánea conforme evolucionan, y sus elementos internos se diferencian y tornan más complejos. Como veremos en el siguiente punto, un proceso análogo ocurre durante la evolución de los genomas que han aumentando su complejidad a medida que los individuos aumentaban su tamaño y reducían su población a lo largo de su evolución (2). En ambos casos existiría una relación entre fenómenos que generan direccionalidad evolutiva, cuyo actor principal es el aumento de tamaño corporal.

Por otra parte, las restricciones estadísticas han sido propuestas como un proceso causal para algunas tendencias evolutivas, como el incremento del tamaño en la famosa Ley de Cope. Dichas restricciones ocurren cuando un carácter dentro de un grupo se origina con valores cercanos al límite mínimo de su variabilidad dentro de un taxón, haciendo que dicho carácter tienda a aumentar simplemente por azar durante su evolución (9). Las restricciones estadísticas pueden ser mejor entendidas usando la metáfora de un proceso de difusión dentro del espacio que comprende a todas las formas posibles, también llamado morfoespacio teórico.

Sin embargo, las excepciones o tendencias inversas han sido también ampliamente documentadas, dando lugar a hipótesis de generación tanto por el ambiente como internamente. No debemos olvidar que incluso tendencias tan arraigadas como la Ley de Cope presentan conocidas excepciones bien caracterizadas, que han llevado a postular diferentes hipótesis sobre los patrones evolutivos direccionales en el aumento del tamaño (10).

1.2.2. La hipótesis del tamaño como agente integrador. El aumento del tamaño corporal es un rasgo favorecido por la selección natural bajo múltiples circunstancias ambientales, proceso que contribuye al origen del aislamiento reproductivo y a los posibles eventos de especiación. La variación del tamaño se asocia con el desarrollo de distintas variantes fenotípicas asociadas a distintas normas de reacción, pudiendo dar lugar a cambios cualitativos en la forma de los organismos. Además, el tamaño corporal se correlaciona, como hemos señalado, con el número de tipos celulares, es decir, la complejidad interna estructural de los organismos pluricelulares. Esta tendencia celular genera de forma inevitable, en

términos macroevolutivos, nuevas oportunidades al desarrollo para explorar nuevas y más complejas morfologías.

La tendencia al aumento del tamaño corporal en algún momento de la historia evolutiva de un linaje puede actuar, según la hipótesis de Lynch y Conery, como nexo de unión entre las distintas escalas de organización biológica, permitiendo además, reconciliar los procesos internos y externos en la generación de las tendencias evolutivas (2).

El aumento del tamaño corporal desde la aparición de la vida multicelular se ha visto favorecido pasivamente, como hemos señalado, por procesos puramente estadísticos. Además, la selección natural favorece activamente el aumento del tamaño debido a sus múltiples ventajas ecológicas, como la defensa frente a la depredación. Al mismo tiempo, un incremento del tamaño corporal se correlaciona con la reducción de los tamaños poblacionales, un proceso que resulta clave para entender la generación de genomas complejos por reordenaciones del genoma y duplicación de secuencias, debido al mayor impacto de los eventos estocásticos en poblaciones reducidas. Estos cambios genómicos abren nuevas vías de organización estructural y regulación espacial y temporal de los genomas durante el desarrollo, incidiendo en la evolución de los organismos complejos. La reducción de los tamaños poblacionales, como consecuencia del aumento del tamaño corporal, permite operar a los mecanismos de deriva génica acumulando gradualmente cambios genómicos sin función. Con el tiempo, alguno de estos elementos puede resultar funcionalmente beneficiosos y empezar a ser objeto de la selección natural (2).

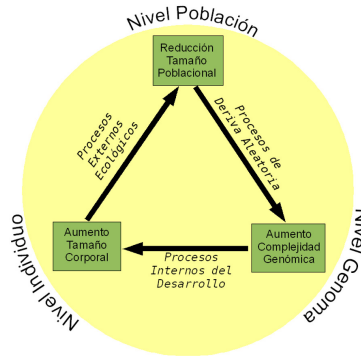


Figura 2. Esquema conceptual de la generación de tendencias evolutivas en el tamaño y la complejidad. Los distintos niveles de organización biológica, genómico, individual y poblacional, forman un ciclo causal que permite a una tendencia evolutiva en el aumento de tamaño (generada por selección natural, simple restricción estadística o cambios en el desarrollo) dirigir una tendencia en el aumento de la complejidad del genoma. El afianzamiento de dicha complejidad genómica, en lo que atañe a los genes del desarrollo, refuerza a su vez el mantenimiento de la direccionalidad en el aumento de tamaño mediante restricciones del desarrollo. Se establece así un ciclo causal por el cual se relacionan, y se refuerzan, tanto procesos internos como externos. (Modificado a partir de Lynch y Conery, ver (2)).

La figura 2 muestra el esquema conceptual de la relación entre tamaño corporal, poblacional y complejidad genómica, según la hipótesis de Lynch y Conery.

3. CONCLUSIONES

La búsqueda de leyes de cambio morfológico ha llevado al establecimiento de generalizaciones evolutivas a partir de patrones direccionales observados empíricamente tanto en organismos extintos como actuales. El ejemplo paradigmático es el de la Ley de Cope, una generalización efectuada inicialmente a partir de datos de équidos cenozoicos que propone que los linajes, en general, tienden a aumentar su tamaño durante la evolución. En la actualidad, esta generalización morfológica ha sido contrastada con resultados tanto positivos como negativos, según el linaje específico en el que ha sido estudiada. Al enmarcar el análisis de las tendencias evolutivas en un contexto global de niveles múltiples de organización, es posible una nueva aproximación al problema de la evolución morfológica y la complejidad sin la pretensión de que dichas tendencias deban aparecer como necesariamente universales. En este sentido, la propia denominación de estas tendencias como “leyes” o “principios” resulta engañosa. Los fenómenos generalizables presentes en la naturaleza no son sino una manifestación de mecanismos que aparecen una y otra vez de manera recurrente en la historia evolutiva y cuya generalidad se apoya en las propiedades intrínsecas de la materia orgánica. Estas propiedades genéricas de las moléculas orgánicas, de las células y de los tejidos permiten la aparición de procesos que, a lo largo del tiempo, generan patrones morfológicos que pueden ser captados mediante el análisis comparado. Es quizás la ubiquidad de estas convergencias el rasgo más universal y característico del fenómeno evolutivo.

El tamaño corporal es un rasgo clave para entender los cambios morfológicos en la evolución de los seres vivos y su aparente aumento de complejidad a lo largo de la historia evolutiva. Los patrones direccionales de aumento de tamaño corporal se enmarcan dentro de las interacciones que se establecen entre los procesos externos, que lo favorecen a nivel poblacional a través de la selección natural, y de los procesos internos, que originan y afianzan dicho patrón a través de los mecanismos evolutivos del desarrollo. Además, esta tendencia al aumento del tamaño durante la evolución actúa como nexo de unión entre las distintas escalas de organización biológica. Por un lado, reduce el tamaño poblacional debido al rol que el tamaño corporal juega en la dinámica ecológica. Esta reducción poblacional da lugar a un mayor efecto de los procesos de deriva génica sobre el genoma, permitiendo aumentar su complejidad mediante distintos procesos de acumulación de cambios por reordenación o duplicación. A su vez, este aumento en la complejidad del genoma es aprovechado por los sistemas de desarrollo para la generación de nuevas morfologías. Así pues, vemos como una tendencia evolutiva en el aumento del tamaño individual puede actuar como causa de otras tendencias en distintos niveles de organización, como el aumento de complejidad genómica y, al mismo tiempo, facilitar la aparición de posibles innovaciones morfológicas.

El estudio de las tendencias evolutivas no debe circunscribirse únicamente a la descripción de patrones de biodiversidad, sino que debe convertirse en una herramienta para establecer las relaciones causales entre mecanismos evolutivos a distintos niveles. En este contexto, las tendencias evolutivas proporcionan un interesante punto de partida para el futuro reconocimiento de tendencias macroevolutivas del cambio morfológico y su relación con los elementos que establecen la organización y la complejidad de la materia orgánica. La sola acción de la presión de selección no basta para justificar la aparición de convergencias morfológicas en linajes evolutivamente separados. La multiplicidad causal de la generación de estas tendencias hay que buscarla dentro y fuera del organismo, haciendo necesario apelar también a la acción de los procesos de desarrollo que mediatizan y sesgan las posibilidades de cambio a lo largo de la evolución.

4. AGRADECIMIENTOS Este trabajo se ha desarrollado en el marco del proyecto de investigación BFU2008-00643 del Ministerio de Ciencia e Innovación.

5. REFERENCIAS

1. Gould, S.J. and Eldredge, N. **1977**. Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered. *Paleobiology* 3:115–151.
2. Rasskin-Gutman, D. and Esteve-Altava, B. **2008**. The multiple directions of evolutionary change. *BioEssays* 30(6):521–525.
3. Huxley, J.S. **1932**. Problems of relative growth. Methuen and Co. London.
4. West, G.B., Brown J.H., Enquist, B.J. **1999**. The Fourth Dimension of Life: Fractal Geometry and Allometric Scalling of Organisms. *Science* 284 (5420):1677–1679.
5. Maynard Smith, J., Burian, R., Kauffman, S., Alberch, P., Campbell, J., Goodwin, B., Lande, R., Raup, D. & Wolpert, L. **1985**. Developmental Constraints and Evolution. *Quarterly Review of Biology* 60, 265–287.
6. Wimsatt, W.C. **1977**. Von Baer's law of development, generative entrenchment, and scientific change. Paper presented at the Annual Meeting of the Western Division of the American Philosophical Association, April, Chicago.
7. McNamara, K.J. **2002**. Changing times, changing places: heterochrony and heterotopy. *Paleobiology* 28:551–558.
8. Bonner, J.T. **1988**. The evolution of Complexity by Means of Natural Selection. University Press. Princeton.
9. Stanley, S.M. **1973**. An explanation for Cope's rule. *Evolution* 27:1–26.
10. Jablonski, D. **1997**. "Body-size evolution in Cretaceous molluscs and the status of Cope's rule". *Nature* 385: 250.

6. LECTURAS RECOMENDADAS

- Gould, S.J. **1977**. Ontogeny and Phylogeny. Harvard University Press. Cambridge.
- McNamara, K.J. **1990**. Evolutionary Trends. University of Arizona Press. Tucson.