



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
POSGRADO EN FILOSOFÍA DE LA CIENCIA  
FACULTAD DE FILOSOFÍA Y LETRAS  
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES FILOSÓFICAS  
HISTORIA DE LA CIENCIA

**El debate en torno a la Síntesis Evolutiva Extendida:  
dimensiones históricas, filosóficas y sociológicas**

TESIS  
QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE  
MAESTRO EN FILOSOFÍA DE LA CIENCIA

PRESENTA:  
**Alejandro Fábregas Tejeda**

TUTOR PRINCIPAL  
Dr. Francisco Roberto Vergara Silva  
Instituto de Biología, UNAM

MIEMBROS DEL COMITÉ TUTOR  
Dra. Edna María Suárez Díaz, FC, UNAM  
Dr. Mario Casanueva López, DCSH, UAM-C  
Dr. Carlos López Beltrán, IIF, UNAM  
Dr. Sergio Fernando Martínez Muñoz, IIF, UNAM

Ciudad Universitaria, Ciudad de México. Noviembre, 2019.



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

# Índice

<b>Resumen</b>	1
<b>Listado de abreviaturas</b>	2
<b>Listado de tablas y figuras</b>	3
<b>Capítulo I. Introducción: La Síntesis Evolutiva Extendida</b>	4
I.1. Exordio: la Síntesis Evolutiva Extendida dentro del paisaje plural de la biología evolutiva contemporánea	4
I.2. Desglose de contenidos de la investigación	10
<b>Capítulo II. Historia reciente de la Síntesis Evolutiva Extendida</b>	15
II.1. La(s) síntesis extendida(s) y la prerrogativa integracionista en la biografía intelectual de Massimo Pigliucci	18
II.2. Gerd B. Müller, la biología evolutiva del desarrollo y las explicaciones mecanísticas de la forma orgánica	37
II.3. De etiqueta teórica a movimiento social: los “16 de Altenberg” y el surgimiento de la controversia alrededor de la “síntesis posmoderna”	41
II.4. Después de Altenberg: la SEE entra al paisaje del evolucionismo contemporáneo	56
<b>Capítulo III. Algunas dimensiones filosóficas del debate en torno a la SEE</b>	63
III.0. Un debate dislocado de la 'tensión esencial'	63
III.1. Las divergencias epistémicas entre la SEE y la TEE	67
III.1.1. Los pilares conceptuales de la SEE: plasticidad fenotípica, Evo-Devo, teoría de construcción de nicho y herencia inclusiva	69
III.1.2. Causalidad en la evolución y desarrollo constructivo	75
III.1.3. La SEE y la dicotomía 'internalismo-externalismo'	83
III.2. ¿Cuál es la naturaleza del cambio en curso? Modelos de cambio científico y la SEE	87
III.3. 'Estructura', redes dinámicas y metas epistémicas de la SEE	100
III.3.1. Una interpretación alternativa de la SEE y las metas epistémicas de este marco conceptual	102
III.4. Integración explicativa en la SEE	109
III.4.1. Unidades epistémicas de Evo-Devo en la SEE	112
III.4.2. Notas filosóficas adicionales sobre la 'integración'	118
<b>Capítulo IV. Breve análisis sociológico de la Síntesis Evolutiva Extendida</b>	121
IV.1. El estudio metacientífico de las controversias y el debate de la SEE	121
IV.2. Los disensos entre la TEE y la SEE: notas sociológicas preliminares	124
IV.3. Injusticias epistémicas y lecturas desde la epistemología social	130
IV.4. El financiamiento y otros elementos sociológicos del debate	135
IV.5. Las pugnas por el capital científico de la biología evolutiva	140
IV.6. ¿Una controversia manufacturada? El papel de las revistas científicas en el debate de la SEE	145

<b>Capítulo V. Regreso al organismo: extensiones de la Síntesis Moderna y los 'organicismos' del siglo XX</b>	150
V.1. Consideraciones historiográficas sobre la SEE	150
V.2. 'Extensiones' de la Síntesis Moderna en la segunda mitad del siglo XX	154
V.2.1. La Teoría Jerárquica de la Evolución de Niles Eldredge	162
V.2.2. Historizando los puentes entre la TJE y la SEE: notas preparatorias	165
V.3. Perspectivas centradas en el organismo en las primeras décadas del siglo XX: desenterrando las raíces históricas de la SEE	168
V.3.1. El organicismo británico: organismos, organización y pensamiento jerárquico	168
V.3.2. El movimiento organicista en diversas geografías	177
V.3.3. Influencias filosóficas y algunas diferencias entre las diversas perspectivas centradas en el organismo	187
V.3.4. Similitudes entre el <i>corpus</i> teórico organicista y la SEE	200
<b>Capítulo VI. El regreso del organismo: exploraciones finales, perspectivas y conclusiones</b>	208
VI.1. Organismos <i>redux</i> : encontrados, perdidos, (re)encontrados y ¿vuelto a perder?	208
VI.1.1. 'Repertorios' y persistencia de la SEE en el evolucionismo	220
VI.2. Recapitulación de conclusiones de esta investigación e implicaciones ético-políticas de la SEE	222
<b>Fuentes consultadas</b>	234
Bibliografía general	234
Referencias digitales	261
<b>Anexos</b>	

# Resumen

En contraste con la Teoría Estándar de la Evolución (TEE) –i.e. el marco conceptual genético-poblacional que continúa con los supuestos epistémicos y esquemas explicativos de la Síntesis Moderna (SM)–, el conjunto de teorizaciones evolucionistas contemporáneas denominado ‘Síntesis Evolutiva Extendida’ (SEE) propone una *ontología extendida de procesos evolutivos*. La SEE pone énfasis en el papel detentado por los procesos constructivos en el desarrollo y la evolución (entre ellos, la construcción de nicho y la acomodación fenotípica), una concepción inclusiva de herencia transgeneracional que engloba múltiples formas de variación no genética (p.ej. herencia ecológica, herencia epigenética, herencia cultural) y la existencia de tasas variables de cambio evolutivo. En tanto perspectiva teórica alterna a la TEE, la SEE asume y promueve *representaciones recíprocas de la causalidad*, y declara tener al *organismo como unidad epistémica y ontológica central*. Para la SEE, una importante ‘meta epistémica’ (*sensu* el filósofo Ingo Brigandt) es suministrar explicaciones causales-mecanísticas de la evolución fenotípica; asimismo, busca elucidar el papel que juega el organismo moldeando su propio desarrollo y evolución. En este trabajo se examinan tres dimensiones del debate en torno a la SEE: (i) los aspectos filosóficos relativos a la causalidad en la evolución, las conceptualizaciones sobre sistemas ontogenéticos interactuando con su ambiente, la dicotomía ‘internalismo-externalismo’, la adecuación de los modelos clásicos de cambio teórico, las metas epistémicas y la integración explicativa dentro de este marco conceptual; (ii) los aspectos sociológicos que gravitan alrededor de la controversia entre la SEE y la TEE, incluyendo la lucha por el financiamiento y el ‘capital científico’ (*sensu* el sociólogo Pierre Bourdieu) de la biología evolutiva, prestando atención, desde la epistemología social, a las pugnas, disensos y estrategias discursivas de las comunidades epistémicas opositoras y defensoras de este marco conceptual; y (iii) los aspectos históricos que pueden abordarse para aprehender el surgimiento de la SEE. Con relación al último punto, tres subproyectos históricos se emprenden en esta tesis: (1) narrar el establecimiento del movimiento reciente de renovación en el evolucionismo que se autoadscribe el nombre de ‘Síntesis Evolutiva Extendida’; (b) contrastar a la SEE con otras tentativas de ‘extensión’ de la SM (discursivamente sostenidas como tales) que se suscitaron en la segunda mitad del siglo XX, profundizando en la Teoría Jerárquica de la Evolución de Niles Eldredge como estudio de caso; y (3) rastrear las raíces más profundas de la SEE en las perspectivas organicistas de las primeras décadas del siglo XX (v.gr. el organicismo británico, la biología de totalidades germánica y el holismo norteamericano). Esta tesis finaliza con una exploración sobre el regreso del organismo a la ontología de la biología evolutiva del siglo XXI, exponiendo las razones de su pérdida en décadas previas y los desafíos que enfrenta la SEE para perdurar en el evolucionismo contemporáneo.

**Palabras clave:** Síntesis Evolutiva Extendida; Teoría Estándar de la Evolución; Síntesis Moderna; organicismo; organismo; teoría de construcción de nicho; Evo-Devo; plasticidad; ambiente; Teoría Jerárquica de la Evolución.

# Listado de abreviaturas

Evo-Devo:	Biología evolutiva del desarrollo
HE:	Herencia ecológica
ISHPSSB:	Sociedad Internacional de Historia, Filosofía y Estudios Sociales de la Biología
KLI:	Instituto Konrad Lorenz para la Investigación en Evolución y Cognición
SEE:	Síntesis Evolutiva Extendida
SM:	Síntesis Moderna
TCN:	Teoría de construcción de nicho
TEE:	Teoría Estándar de la Evolución
TJE:	Teoría Jerárquica de la Evolución
TSD:	Teoría de sistemas en desarrollo

# Listado de tablas y figuras

**Figura 1.** Mapa de conceptos y abordajes que, de acuerdo con Pigliucci & Schlichting (1997), deberían integrarse para constituir una “nueva síntesis teórica” de modelos de evolución fenotípica.

**Figura 2.** Fotografía de Gerd B. Müller y Massimo Pigliucci en Altenberg, Austria durante julio de 2008.

**Figura 3.** Fotografías tomadas durante el taller de discusión en Altenberg (2008).

**Figura 4.** Frontispicio de la pieza intitulada “Does evolutionary theory need a rethink?” de la revista *Nature*.

**Figura 5.** Visiones contrastantes del desarrollo y la causalidad en la TEE y la SEE.

**Figura 6.** Representación gráfica, en forma de elipses anidadas, del supuesto avance conceptual de la biología evolutiva, pasando por el darwinismo, la Síntesis Moderna y arribando a la SEE.

**Figura 7.** Representación gráfica del ideal subyacente de avance teórico de la biología evolutiva en Pigliucci (2009a).

**Figura 8.** Representaciones visuales de la SEE influenciadas por el diagrama de Pigliucci (2009a).

**Figura 9.** La supuesta “estructura” de la SEE de acuerdo con Laland et al. (2015).

**Figura 10.** Ilustración que muestra que la “estructura” de la SEE aún no ha sido precisada.

**Tabla 1.** Una lista no exhaustiva de los temas que, en algún punto de la historia de la biología evolutiva del desarrollo, han sido considerados de importancia central para la disciplina.

**Figura 11.** Red de conexiones personales, profesionales e intelectuales entre siete organicistas: John Scott Haldane, William Emerson Ritter, Edward Stuart Russell, Paul Alfred Weiss, Ludwig von Bertalanffy, Joseph Henry Woodger y Joseph Needham.

**Figura 12.** Diagrama de lo que, según Paul Weiss, es la “red de interacciones posibles en un organismo”.

# CAPÍTULO I.

## Introducción:

### La Síntesis Evolutiva Extendida

#### **I.1. Exordio: la Síntesis Evolutiva Extendida dentro del paisaje plural de la biología evolutiva contemporánea**

El paleontólogo estadounidense Niles Eldredge, célebre co-proponente de la teoría del equilibrio puntuado (véase Eldredge & Gould, 1972), ha declarado recientemente que la biología evolutiva contemporánea es “un campo de pesquisa científica notoriamente difuso” (Eldredge, 2008, p. 10).<sup>1</sup> La disciplina conforma un paisaje plural que engloba múltiples marcos conceptuales co-existentes y voces vehementes que disienten sobre la naturaleza, el alcance explicativo y la completitud de las ‘ontologías’ de las teorías evolucionistas (*v.gr.* Oyama, 2000; West-Eberhard, 2003; Dieckmann & Doebeli, 2005; Nowak, 2006; Lynch, 2007a; Fox-Keller, 2009; Wagner, 2011; Koonin, 2011; Shapiro, 2011; Winther et al., 2013; Losos et al., 2013; Jablonka & Lamb, 2014; Seilacher & Gishlick, 2015; Craig, 2015; Futuyma, 2015; Pievani, 2016a; Eldredge et al., 2016; Welch, 2017; Charlesworth et al., 2017; Bateson et al., 2017; Diogo, 2017; Benítez et al., 2018).<sup>2</sup> Incluso se ha disputado el estatus ‘unitario’ de la biología evolutiva como disciplina científica; para algunos académicos, ésta no debería representarse como una única empresa intelectual dentro de la constelación de ciencias de la vida en el siglo XXI (véase Serrelli & Gontier, 2015, p. 2).

Empero, una pregunta histórico-epistemológica puede plantearse: *¿qué exactamente es la biología evolutiva en el siglo XXI?* Y, en consonancia, surgen varias

---

<sup>1</sup> Salvedad general: todas las traducciones presentes en esta tesis fueron emprendidas por el autor, a menos que se indique la fuente original.

<sup>2</sup> Muchos filósofos de la ciencia reconocen que las teorías científicas se acompañan de ontologías bien definidas: *i.e.* qué cosas se consideran entidades *existentes* en el mundo, y cómo éstas son valoradas y ponderadas (*p.ej.* qué es relevante y merece atención). Una ontología científica también excluye elementos que son vistos como meras ‘invenciones’, que podrían representar distracciones no deseadas o perniciosas en los derroteros de la investigación (Wagner, 2015; véase también Ladyman, 2007, pp. 304–328). Las ontologías de las teorías biológicas también pueden ser ontologías de *procesos* (véase Dupré, 2012), tal como se profundizará en el Capítulo V, subsección V. 3. 4, de esta tesis.

interrogantes complementarias que podrían abonar al esbozo de una respuesta: ¿Cómo se han configurado los espacios epistémicos de ese campo de pesquisa científica tan notoriamente difuso?<sup>3</sup> ¿Cómo y cuándo se volvieron tan difusos?<sup>4</sup> ¿Cómo se relacionan los diversos marcos conceptuales y las teorías que coexisten en el evolucionismo contemporáneo? ¿Cuáles son los puntos de confluencia y divergencia entre éstos? ¿Cómo explican la diversidad biológica y la evolución de la forma orgánica, y de qué conceptos comunes abrevan? ¿Es asequible la unificación del campo? ¿Es algo deseable o valioso (heurística o epistemológicamente) que deba intentarse, o esa pretensión unificadora es un mero atavismo de visiones filosóficas añejas? ¿Los biólogos evolutivos deberían, por el contrario, amparar posiciones pluralistas para explicar la diversidad de la forma orgánica y su evolución en la historia de la vida?

Lejos de sostener que contamos con una única visión legítima para entender y explicar la evolución biológica –la pretensión hegemónica de algunos epígonos de la llamada “Teoría Estándar de la Evolución” (TEE) (véase Dawkins, 2004; Lynch, 2007; Gupta et al., 2017),<sup>5</sup> que abrevia de y continúa el *corpus* teórico de la Síntesis Moderna (SM) de las primeras décadas del siglo XX–, concedo la existencia de múltiples teorías y marcos conceptuales relevantes que coexisten en la disciplina. Al afirmar lo anterior también me alejo de lo que el filósofo C. Kenneth Waters (2014, pp. 127-128) ha denunciado como el “programa de investigación dominante” de la filosofía de la biología

---

<sup>3</sup> La idea de “espacio epistémico” la retomo de un texto del biólogo teórico e historiador de la biología vienés Manfred Laubichler (2007), heredero de la tradición de epistemología histórica de las prácticas experimentales de Hans-Jörg Rheinberger. En dicho texto, para delinear una historiografía de la relación entre “ontogenia” y “filogenia”, Laubichler alude a las transformaciones históricas de los objetos epistémicos (*sensu* Rheinberger, 1997) en dos sentidos: (i) el cambio en las condiciones materiales (objetos, prácticas experimentales, tecnología, instituciones y organización social de las actividades científicas); y (ii) el cambio en los contextos teóricos que atribuyen significado epistémico a los objetos. El “espacio epistémico” se refiere, entonces, al conjunto y combinatoria de esas transformaciones. En la biología evolutiva existen múltiples objetos epistémicos que se han transformado históricamente y, por lo tanto, sendos espacios epistémicos podrían rastrearse.

<sup>4</sup> Esta pregunta parte de la controvertible tesis historiográfica que afirma que, desde finales de la década de los cuarenta del siglo XX, la biología evolutiva se “homogeneizó” con la “unificación” teórica (primordialmente de la genética mendeliana, la teoría darwiniana de la selección natural y ‘el pensamiento poblacional’ de Fisher, Haldane y Wright) propugnada por los arquitectos de la Síntesis Moderna de la evolución (véase Beatty, 1986; Smocovitis, 1996; Futuyma, 2015). Como dos ejemplos de la multiplicidad de críticas existentes a esta historiografía, véase Amundson (2005) y Delisle (2011).

<sup>5</sup> En este momento no profundizaré en qué implicaciones tiene caracterizar una TEE o qué se incluye en ese cuerpo teórico aparentemente definido. Baste que el lector conozca que la TEE es la versión actualizada de la Síntesis Moderna que se enseña en los libros de texto de nivel universitario y es defendida por el *establishment* de la disciplina (véase, por ejemplo, Futuyma, 2013, 2017; Charlesworth *et al.*, 2017).

evolutiva que, desde una perspectiva monista, presupone que hay una ‘teoría central’ que captura los rasgos generales y sobresalientes de la disciplina, y, por tanto, sin tener que mirar a otro lado, provee de todo el material que resulta interesante para el análisis filosófico y/o histórico/historiográfico. Desde el artículo fundacional “*Cause and Effect in Biology*” de Ernst Mayr (1961) hasta el libro “*The Nature of Selection*” de Elliot Sober (1984), transitando por “*The Philosophy of Biology*” de Michael Ruse (1973), “*Philosophy of Biological Science*” de David Hull (1974), y, en las últimas décadas, “*Instrumental Biology*” de Alexander Rosenberg (1994) y “*Metaphysics and the Origin of Species*” de Michael Ghiselin (1997), la filosofía de la biología evolutiva de la segunda mitad del siglo XX se articuló como un esfuerzo disciplinario para intentar dilucidar y establecer los principios centrales del “modo neodarwiniano de interrogar lo viviente, y éste se transformó en padrón y modelo de lo que esa ciencia [la biología evolutiva] debía y podía ser” (Caponi, 2007, p. 199; texto entre corchetes añadido). Pese a que la impronta de esa tradición (particularmente de las disquisiciones filosóficas abiertas por Sober) puede constatarse en obras recientes (por ejemplo, Okasha, 2006; Godfrey-Smith, 2009), esa camisa de fuerza monista, que sólo gravita al alrededor de la TEE, es insostenible al día de hoy en las indagaciones metacientíficas sobre el evolucionismo.<sup>6</sup>

En la actualidad, tanto científicos como filósofos señalan que la biología evolutiva atraviesa por un período de fluctuaciones pronunciadas en sus orientaciones teóricas y en las explicaciones que se fraguan en el seno de la disciplina (véase Noble, 2013, p. 1235; Baedke, 2016, p. 99).<sup>7</sup> En esta tesis me concentraré en un marco conceptual que destaca en el paisaje plural del evolucionismo, por la atención y la expectativa que ha generado

---

<sup>6</sup> En el caso de los prospectos históricos e historiográficos, en esta tesis sostendré que, a lo largo del siglo XX, la pluralidad de perspectivas evolucionistas fue la norma, y no una excepción que irrumpió a últimas fechas. Eso también se refleja en el tipo de preguntas filosóficas sobre lo viviente que se hacían los académicos, tanto en las ciencias biológicas como en la filosofía, en las primeras décadas de dicho siglo. Contra lo que usualmente se sostiene, la filosofía de la biología tuvo raíces distintas al neo-darwinismo, y no surgió primeramente en la ola de reacciones adversas al empirismo lógico que encumbraba a la física como la ciencia por antonomasia (véase Nicholson & Gawne, 2015). Las reflexiones filosóficas sobre la biología *qua* ciencia (*v.gr.* indagando sobre sus principios ontológicos y epistemológicos fundacionales) se remontan, al menos, a las primeras décadas del siglo XX con el movimiento organicista que exploraré en el capítulo V de esta tesis. Otros autores las rastrean mucho más atrás en el tiempo (véase Bognon-Küss & Wolfe, 2018a; 2018b).

<sup>7</sup> Como asegura el filósofo Gustavo Caponi (2007), “[...] el *presente sancionado* de la biología evolucionaria ya no es aquel del neodarwinismo: están ocurriendo cambios teóricos de cierta envergadura y ahora es necesario que la *filosofía de la biología* asuma y examine ese nuevo status quo que está en proceso de consolidación” (p. 201; cursivas en el original).

en el ámbito académico a escala internacional (v.gr. Craig, 2010; Laland et al., 2014; Laland et al., 2015) y en la prensa científica (v.gr. Grant, 2010; Zimmer, 2016; Kiger, 2016; Pennisi, 2016): la así llamada “Síntesis Evolutiva Extendida” (SEE).

El movimiento de la SEE, que públicamente comenzó con la aparición de un artículo en la revista *Evolution* escrito por el biólogo evolutivo y filósofo de la ciencia italiano Massimo Pigliucci (Pigliucci, 2007a), alcanzó visibilidad internacional con un taller de discusión que tuvo lugar en Altenberg, Austria, en el prestigioso Instituto Konrad Lorenz para la Investigación en Evolución y Cognición. Dicho taller, organizado en julio de 2008 por Pigliucci y el biólogo evolutivo del desarrollo Gerd B. Müller (que también había llamado a extender la TEE; véase Müller, 2007a), derivó en la publicación de un volumen asaz discutido y reseñado (véase Pigliucci & Müller, 2010a; v.gr. Witteveen, 2011; Reiss, 2012; Handschuh & Mitteroecker, 2012) y en la concomitante reedición del libro clásico de Julian Huxley “*Evolution: The Modern Synthesis*” con un nuevo prólogo crítico (Huxley, 2010). A la publicación de estos volúmenes siguieron muchos artículos centrados en la discusión de los contornos, las limitaciones, los desafíos y los debates filosóficos suscitados por la SEE (v.gr. Love, 2013; Noble et al., 2014; Pigliucci & Finkelman, 2014; Martínez & Esposito, 2014; Laland et al., 2015; Pievani, 2016b; Stoltzfus, 2017; Fábregas-Tejeda & Vergara-Silva, 2018a; 2018b; Gawne et al., 2018; Fábregas-Tejeda, 2019).

Aquellos biólogos evolucionistas que apelan a la necesidad de contar con una SEE critican los principios epistémicos de la TEE, que encumbra a la selección natural como la fuerza evolutiva por antonomasia y a la genética de poblaciones como el enfoque analítico más importante para estudiar la evolución, y se acompaña de supuestos auxiliares herméticos como el gradualismo filético, el extrapolacionismo *tout court* de los procesos microevolutivos para dar cuenta de los patrones macroevolutivos, un adaptacionismo aún predominante, un compromiso patente hacia el “externalismo”, una visión lineal de la relación entre genotipos-fenotipos y un exiguo reconocimiento de la relevancia causal de los procesos ontogenéticos en la evolución biológica (véase algunas críticas en Witteveen, 2011; Pievani, 2012; Maienschein & Laubichler, 2014). Para los proponentes de la SEE, la perspectiva estrecha y genocéntrica de la TEE no es capaz de capturar “[...] toda la gama de procesos que dirigen la evolución. Entre las piezas

ausentes se incluye cómo el desarrollo influencia la generación de variación (sesgos ontogenéticos); cómo el entorno moldea directamente los rasgos de los organismos (plasticidad); y cómo los organismos transmiten más que genes de una generación a otra (herencia extragenética)” (Laland *et al.*, 2014, p. 162).

Una tesis que sostendré en esta investigación es que, cuando se contrasta con la TEE, la SEE propone una *ontología extendida de procesos evolutivos* (Fábregas-Tejeda & Vergara-Silva, 2018b), enfatizando el rol detentado por los procesos constructivos en el desarrollo y la evolución (entre ellos, la construcción de nicho y la acomodación fenotípica), una concepción inclusiva de herencia transgeneracional que engloba varias formas de variación no genética (*v.gr.* herencia ecológica, herencia epigenética, herencia cultural), la existencia de tasas variables de cambio evolutivo, representaciones recíprocas de la causalidad, y se posiciona como una perspectiva teórica centrada en el *organismo* (véase Laland *et al.*, 2015). El último punto es especialmente importante, pues, después de décadas de permanecer soterrado por el influjo genocéntrico de la TEE, la reconstitución del *organismo* en la ontología de la biología evolutiva es un triunfo que no debe desdeñarse (véase Bateson, 2005; Sultan, 2015).

En la biología contemporánea, de acuerdo con historiadores y filósofos de la disciplina, ha sobrevenido el renacimiento del ‘organismo’ como categoría epistémica/ontológica central para articular discusiones teóricas e investigaciones empíricas (Nicholson, 2014a). En contraposición con el genocentrismo rampante propio de la TEE (véase denuncias críticas en Keller, 2000; Noble, 2011; Esposito, 2017a) que proscribió la posibilidad de pensar a los organismos como algo más que ‘bolsas de genes’ o vehículos pasivos que garantizan la replicación y propagación de éstos a lo largo de las generaciones, el ‘organismo’ ha sido “reinventado” (Wagner, 2015) a partir de prácticas y contribuciones conceptuales de la biología evolutiva del desarrollo (Evo-Devo *sensu* Müller, 2007b), la teoría de construcción de nicho (Odling-Smee *et al.*, 2003; Laland *et al.*, 2016), y la teoría de sistemas en desarrollo (Oyama, 2000; Griffiths & Gray, 2004), entre otras hebras de teorización biológica. En el evolucionismo contemporáneo, la SEE es, presumiblemente, la principal punta de lanza que engloba estas posiciones (véase Capítulo III) y propugna por una perspectiva que ponga en el centro al ‘organismo’, en lugar de concentrarse únicamente en los genes y sus dinámicas poblacionales.

Para muchos practicantes de las ciencias biológicas, situados en distintas ubicaciones geográficas y con diversos trasfondos disciplinares, la reconstitución del ‘organismo’ (contextualizado siempre en los devenires de una ontogenia) como categoría explicativa en sus pesquisas (i.e. como *explanandum*, sin darlo por sentado como el epifenómeno de un ‘programa genético’, y, adicionalmente, como parte de los *explanantia* de muchos otros fenómenos biológicos), es un elemento indispensable para repensar la biología evolutiva en el siglo XXI (véase, por ejemplo, Bateson, 2005; Etxeberria & Umerez, 2006; Pepper & Herron, 2008; Sultan, 2015; para discusiones adicionales, consúltese Walsh, 2015). Esta es una de las razones que hacen a la SEE un marco conceptual relevante para el análisis filosófico e histórico.

En el ámbito de la filosofía de biología practicada en Iberoamérica, la SEE reporta un creciente interés en los últimos años (véase Casanueva et al., 2017, pp. 4-6). Con este trabajo busco contribuir a los debates en curso en el contexto anteriormente referido y trenzar un diálogo con otros pares internacionales. En ese sentido, el papel de una filosofía e historia de la biología crítica es de capital importancia para entender, en su justa medida, los cambios teóricos que conlleva la SEE y para reconstruir las raíces históricas de ese movimiento y marco conceptual en el evolucionismo, que son mucho más viejas de lo que usualmente se cree. Extiendo el razonamiento de Caponi (2007) a la SEE: “Si queremos entender esa nueva *biología evolucionaria*, esa otra ‘nueva síntesis’, que está en vías de constitución, tendremos que revisar, ampliar y reformular la mayor parte de lo hasta ahora dicho o presupuesto sobre lo que constituye la *biología evolucionaria*: dentro de ella parece haber más de lo se había supuesto, y no asumir ese hecho puede poner a la *filosofía de la biología* en el triste papel de una simple guardiana de la ortodoxia” (p. 200; cursivas en el original).

En esta tesis me concentraré, entonces, en analizar el debate en torno a la SEE desde diversas perspectivas metacientíficas; particularmente, desbrozaré algunas dimensiones filosóficas, históricas y sociológicas entreveradas en este debate. A continuación, describo brevemente los contenidos de esta investigación.

## ***I. 2. Desglose de contenidos de la investigación***

Como mostraré en los primeros capítulos de este manuscrito (Capítulos II-IV), el surgimiento de la SEE en el paisaje plural del evolucionismo contemporáneo ha estado rodeado de controversias y debates, llegando incluso a vehementes contraposiciones explícitas con la TEE (véase Laland et al., 2014 vs. Wray et al., 2014). Siguiendo a McMullin (1987), en esta tesis conceptualizo a una ‘controversia científica’ como una disputa conducida de forma pública que se prolonga en el tiempo, y que recae (principalmente pero no de forma exclusiva) sobre un asunto doxástico/epistémico que se considera importante para una o más comunidades de científicos practicantes. Esta definición conlleva tres implicaciones aparentemente sencillas, pero de importantes consecuencias analíticas:

- (i) Una controversia científica es un evento que persiste por un determinado período de tiempo. Esta extensión temporal implica que la controversia se constituye como un evento histórico y que su análisis es susceptible de entrar dentro de la agenda de un historiador.
- (ii) En una controversia científica se manifiesta la voluntad de los participantes por demostrar la robusteza (y/o superioridad) de sus aseveraciones epistémicas.
- (iii) Finalmente, se colige que una controversia científica es un evento público. Ningún desacuerdo, no importa cuán profundo, puede adquirir el estatuto de ‘controversia’ a menos que involucre la participación activa de una o más comunidades científicas que discuten públicamente.

La naturaleza prolongada de una controversia la inviste de un carácter histórico y la participación de comunidades de científicos le otorga una dimensión social irrenunciable. Además de lo anterior, el choque de afirmaciones encontradas también se libra en el plano epistemológico. Por lo anterior, en este trabajo adoptaré un abordaje metacientífico multidimensional: buscaré analizar el debate en torno a la SEE, *qua* controversia científica, desde la óptica de la historia, la filosofía y la sociología de la ciencia.

Además de lo anterior, uno de los cometidos principales de esta investigación será dar los primeros pasos en el proyecto de reconstruir la historia de la SEE en diversas escalas temporales. En esta tesis postulo que, al menos, tres subproyectos deben emprenderse (y ulteriormente enhebrarse) para contextualizar adecuadamente la historia, de corto y largo aliento, de la SEE: (1) narrar el establecimiento del movimiento reciente de renovación en el evolucionismo que se autoadscribe el nombre de ‘Síntesis Evolutiva Extendida’; (2) contrastar o relacionar a la SEE con otras tentativas de ‘extensión’ de la SM (discursivamente sostenidas como tales) que se suscitaron en la segunda mitad del siglo XX; y (3) rastrear las raíces más profundas de las ideas de las que podría abreviar la SEE, entendiéndolas en sus propios contextos históricos, sin incurrir en el pernicioso ‘virus del precursor’ que denunció Georges Canguilhem (1983, pp. 9–23), al respecto de la plasticidad del desarrollo, la interrelación entre organismos y ambientes, el pensamiento de reciprocidad causal y la centralidad del ‘organismo’ como unidad ontoepistémica fundamental. Los tres subproyectos serán abordados en esta tesis: el primero en el capítulo II, y los dos restantes en el capítulo V. Ahondaré más al respecto y expondré los contenidos generales del manuscrito en lo que resta de esta sección.

Con relación al subproyecto histórico (1), en el capítulo II buscaré esbozar la historia reciente de la SEE como *corpus* teórico y movimiento de renovación en el evolucionismo que enarbola explícitamente ese nombre, durante el periodo entre 1990 y 2012. Para hacerlo, me concentraré en las biografías intelectuales de dos de los proponentes tempranos de la SEE más importantes, el biólogo evolutivo y filósofo italiano Massimo Pigliucci y el embriólogo evolutivo vienés Gerd B. Müller, en aras de rastrear de dónde proviene su afán ‘sintetizador’ y su descontento con la SM/TEE; especialmente me interesa mostrar cómo Pigliucci y Müller lograron articular una comunidad epistémica que impulsó la etiqueta teórica de ‘SEE’ a partir de 2008, para posteriormente consolidar un movimiento con pretensiones reformacionistas que quedaría en las manos del etólogo británico Kevin Laland y el biólogo evolutivo sueco Tobias Uller, los cuales fraguaron dos de las publicaciones más importantes e icónicas de este debate (véase Laland et al., 2014; 2015). Los sucesos acaecidos hasta 2018 estarán

hilvanados con las narrativas de los capítulos III y IV, que, respectivamente, versan sobre las dimensiones filosóficas y sociológicas del debate. Como complemento de este subproyecto de narrar la historia reciente de la SEE, la situación actual del movimiento se discutirá brevemente en el capítulo de cierre de esta tesis (capítulo VI).

En el capítulo III discurriré sobre *algunas* dimensiones filosóficas del debate de la SEE, sin pretender agotarlas a cabalidad. Concretamente, en ese capítulo analizaré algunos aspectos de la divergencia entre la SEE y la TEE (sección III. 1); cuestionaré si los modelos canónicos de cambio teórico de la filosofía de la ciencia son adecuados para aprehender el cambio en curso (sección III. 2); analizaré el problema de la (pretendida) ‘estructura’ de la SEE (*sensu* Laland *et al.*, 2015) y las ‘metas epistémicas’ de este marco conceptual, y haré una contribución original al respecto de cómo conceptualizar a la SEE (sección III. 3); examinaré el tipo de integración explicativa que se está dando en el interior de la SEE (sección III. 4), y, como estudio de caso, discutiré qué papel está desempeñando Evo-Devo en la configuración de este marco conceptual (subsección III. 3. 2).

En el capítulo IV, desde la óptica de la sociología de la ciencia, analizaré otras aristas del ríspido debate que se está desarrollando en el seno del evolucionismo contemporáneo. Detallaré los disensos teórico-epistémicos que subyacen en las desavenencias entre la TEE y la SEE, y realizaré algunos apuntes sociológicos preliminares sobre la disputa (sección IV. 2). Posteriormente (sección IV.3), con la ayuda de herramientas complementarias de la epistemología social, evaluaré las estrategias discursivas de las comunidades epistémicas opositoras y defensoras de la SEE, en busca de posibles injusticias epistémicas que estén enturbiando el debate entre ‘pares epistémicos’ (supuestamente tenidos como tales). Después, haré ver que la confrontación entre estos dos marcos conceptuales no se limita o se subsume al ámbito epistémico; entre otros factores sociológicos, la lucha por el financiamiento y el dominio del capital científico (*sensu* el sociólogo francés Pierre Bourdieu) están en juego (secciones IV.4 y IV.5). Dado lo anterior, ese capítulo se centrará en algunas dimensiones sociológicas del debate de la SEE que se entrecruzan con las dimensiones epistémicas discutidas en el Capítulo III. Para finalizar (sección IV. 6), señalaré el papel

determinante (hasta ahora invisibilizado) que las revistas científicas han jugado en los derroteros de la controversia.

En el capítulo V regresarán a primer plano las dimensiones históricas del debate en torno a la SEE, pero el foco analítico se verá desplazado: después de haber abordado la gestación de este movimiento de renovación en el evolucionismo en el siglo XXI (la materia del Capítulo II, con apuntes adicionales en los capítulos III-IV), exploraré las raíces históricas más profundas de las ideas que apuntalan este marco conceptual que provienen de los albores del siglo XX. Adicionalmente, considero que un recuento histórico que aspire a aportar claves sobre el surgimiento de la SEE deberá revisar la historia de otras tentativas de ‘extensión’ de la SM, con el propósito de saber cómo se diferencia de éstas, si están conectadas (por ejemplo, partiendo de fuentes comunes), existen algunas hebras de continuidad histórica entre ellas o son completamente independientes. Lo anterior abona al subproyecto histórico (2) de aquellos que considero que deben emprenderse para contextualizar la historia de corto y largo plazo de la SEE. En ese tenor, en la sección V. 2 delinearé algunas notas históricas preliminares sobre las tentativas de extensión de la SM en la segunda mitad del siglo XX.

Por otro lado, para abordar el subproyecto histórico (3) el foco analítico deberá cambiar de nuevo. Utilizar a la SM como única categoría histórica de contraste invisibiliza las fuentes profundas de las que abrevan las ideas de la SEE, como el acento en la inextricable relación entre organismo y ambiente (y la reciprocidad causal trenzada entre ambos), las críticas al reduccionismo, o el reconocimiento de la importancia de la plasticidad y robustez de los organismos en desarrollo. Discusiones en torno a esos temas (y muchos otros más) se suscitaron en las primeras décadas del siglo XX, antes de la consolidación de la SM, en diversos rincones del globo, y eran enmarcadas bajo distintas *perspectivas teórico-biológicas centradas en el organismo*, que, de forma general, podemos denominar como ‘organicistas’.<sup>8</sup> En la segunda parte del capítulo V (sección V. 3), buscaré construir una narrativa histórica que relacione a la SEE (anunciada explícitamente como una ‘perspectiva centrada en el organismo’, véase Laland et al., 2015) con algunas posturas organicistas del pasado (*p.ej.* el organicismo británico, el holismo norteamericano y la biología de totalidades

---

<sup>8</sup> En el capítulo V problematizaré ese término.

germánica, entre otras). Para escribir la historia de la SEE es necesario reconocer las continuidades y/o discontinuidades entre este marco conceptual y las perspectivas centradas en el organismo de las primeras décadas del siglo XX. Una hipótesis de ese capítulo es que el *corpus* teórico de la SEE no es *post-Síntesis Moderna* sino *pre-SM*. Esta es una contribución historiográfica positiva para trazar la historia de la SEE (y no sólo negativa, en el sentido de evidenciar cómo la SEE se aleja de la SM/TEE).

El autor de este manuscrito considera que, con renovados matices, permanece vigente la preocupación que el historiador y filósofo Manfred Laubichler (2007) expresó hace unos años como resultado de la reflexión sobre la historicidad de la biología evolutiva del desarrollo en dos talleres interdisciplinarios (con el nombre “*From Embryology to EvoDevo*”) organizados por el Instituto Dibner de Historia de la Ciencia y la Tecnología: si la definición de los contornos de la biología evolutiva del desarrollo sigue aún pendiente, ¿cómo puede escribirse su historia emergente? Yo extendiendo la interrogante a los alcances de esta tesis: ¿cómo puede escribirse la historia de la SEE si este marco conceptual y movimiento de renovación del evolucionismo aún no ha sido cincelado por completo? En los capítulos que siguen buscaré confeccionar (o, al menos, pergeñar) una historiografía más amplia de la biología del siglo XX donde pueda insertarse la SEE, pero reconozco que mis reconstrucciones históricas en sus tres hebras temporales no encarnan la última palabra. Queda mucho trabajo por delante para aprehender la(s) historia(s) de la SEE.

Las directrices analíticas que adoptaré en las reconstrucciones históricas y en los análisis filosóficos y sociológicos serán discutidas, conforme resulte pertinente para la narrativa general de esta tesis, en cada capítulo destinado a las dimensiones correspondientes. Esta tesis finalizará en el capítulo VI con una exploración sobre el regreso del organismo a la ontología de la biología evolutiva del siglo XXI, exponiendo las razones de su pérdida en décadas previas y los desafíos que enfrenta la SEE para perdurar en el evolucionismo contemporáneo. El capítulo VI se apuntalará con un apartado de perspectivas de investigación y conclusiones generales, en donde también se abre la puerta para discutir las potenciales implicaciones ético-políticas que nos lega la SEE.

# CAPÍTULO II.

## Historia reciente de la Síntesis Evolutiva Extendida

En este capítulo daré los primeros pasos para reconstruir la historia reciente de la SEE, durante el intervalo temporal que comprende de 1990 hasta 2012, en dos sentidos analíticamente distinguibles pero interrelacionados entre sí: (i) como *corpus* teórico y (ii) como movimiento de renovación en el evolucionismo que enarbola explícitamente ese nombre. El complemento de la historia reciente de la SEE será tejido en los capítulos III y IV, entreverado con discusiones filosóficas y sociológicas. Por otra parte, la situación actual de la SEE se delinearé en el capítulo VI (subsección VI.1.1). Como expuse en la introducción (capítulo I), las raíces históricas más profundas de la SEE serán abordadas en el capítulo V de esta tesis, remontando conceptos e ideas a otros debates que se suscitaron en la historia de la biología, particularmente durante las primeras décadas del siglo XX.

El objetivo de este capítulo será rastrear y seguir a la entidad, o, mejor dicho, al ensamblaje *teórico-social*, que se circunscribe bajo el rótulo de ‘Síntesis Evolutiva Extendida’. Busco elaborar una historia del ‘conocimiento en movimiento’, desde los antecedentes inmediatos de la introducción de la frase ‘Síntesis Evolutiva Extendida’ en la literatura primaria de la biología evolutiva a la consolidación de un movimiento social de científicos que se asumen partidarios del proyecto y se alinean con ciertas directrices teóricas al respecto de cómo pensar las relaciones (sincrónicas y diacrónicas) entre los organismos y sus ambientes, y, especialmente, en cómo concebir la evolución de la forma orgánica desde un lente ontogenético. Para ello, en este capítulo me valdré de un enfoque historiográfico que busque acentuar las numerosas interconexiones que se trenzan entre los científicos en diálogo en diversos rincones del planeta.<sup>9</sup>

---

<sup>9</sup> Es importante enfatizar que mi aproximación no es equivalente al enfoque de la ‘historia transnacional de la ciencia’, inscrito dentro del así llamado ‘giro global’ (véase Sivasundaran, 2010). Dada la globalización y el escenario geopolítico de la ciencia que se ha configurado desde la posguerra hasta nuestros días, en el enfoque transnacional se abandona la presunción de que los estados nacionales sean el contexto de análisis pertinente para reconstruir la historia de las ciencias, y, en cambio, se enfatizan los intercambios y movimientos de personas, materiales y prácticas, y se escudriñan las redes de colaboración y las prácticas comunicativas establecidas entre los científicos (Suárez-Díaz, 2015a).

La SEE, como cuerpo teórico y movimiento científico, no es provincia exclusiva de un contexto nacional o ciudadano específico, en contraste con lo que algunos historiadores han llegado a afirmar de Nueva York, y más específicamente del Museo Americano de Historia Natural y la Universidad de Columbia, con relación a los trabajos de Ernst Mayr, George Gaylord Simpson, Theodosius Dobzhansky y los orígenes históricos de la Síntesis Moderna (véase Eldredge, 1985, p. 84; Smocovitis, 1996, p. 147; Quintero-Toro, 2012, p. 4; Jackson & Depew, 2017, pp. 98–99).<sup>10</sup>

De acuerdo con algunas corrientes recientes de cómo escribir historia de las ciencias, el movimiento del conocimiento científico trasciende las fronteras de las naciones e involucra el movimiento de gente, ideas, bienes y capital, viajes, fluidez, interconexiones, interdependencias, y complejos procesos locales de recepción, rechazo, adaptación, reconfiguración e hibridación. La circulación del conocimiento, y el significado analítico de que esté concomitantemente ‘situado’ y ‘en movimiento’, son temas que demandan una reflexión concienzuda de los historiadores contemporáneos (Raj, 2013). Las prácticas científicas se diseminan a través de complejos procesos de acomodación y negociación, tan contingentes como aquellos involucrados en su producción.<sup>11</sup>

Por las limitaciones de este capítulo, especialmente referidas al tipo de fuentes primarias que tuve a mi disposición (primordialmente artículos y monografías científicas que suelen invisibilizar la materialidad de los itinerarios del conocimiento), pero también por interés propio, me concentraré en las “prácticas comunicativas” (*sensu* Secord, 2004) que pusieron a la SEE en movimiento en las comunidades internacionales de biólogos evolutivos. En ese sentido, los textos en los que se delinean los contornos de la SEE o impulsan el proyecto de articularla plenamente, deben entenderse como “*trazas de un acto de comunicación, con receptores, productores, y modos y convenciones de transmisión*” (Secord, 2004, p. 661; énfasis añadido). Aunque, *prima*

---

<sup>10</sup> Empero, algunos historiadores han criticado la narrativa historiográfica de la Síntesis Moderna que se centra exclusivamente en las contribuciones realizadas en territorio estadounidense (véase, por ejemplo, Reif et al., 2000).

<sup>11</sup> Sin embargo, en el capítulo V argumentaré que, al rastrear los antecedentes históricos de muchas ideas encapsuladas en la SEE, las tradiciones científicas locales (en ocasiones, ‘nacionales’) resultan categorías historiográficas/analíticas útiles para reconstruir la historia de las perspectivas centradas en el organismo (*v.gr.* el organicismo británico o la biología de totalidades alemana) que fueron impulsadas en los albores del siglo XX.

*facie*, lo anterior parezca trivial, no lo es de ningún modo: el elemento histórico de las lecturas que los científicos emprenden, y cómo interpretan o son influenciados por éstas, no debería desdeñarse en las reconstrucciones de la historia de las ciencias (véase Topham, 2004; Livingstone, 2005).

Para comprender el desarrollo de la historia reciente de la SEE es necesario enfocarse en las contribuciones de, por lo menos, dos biólogos evolutivos centrales: Massimo Pigliucci y Gerd B. Müller. Además de destacar su papel como teorizadores de la SEE (algo que haré en las secciones II.1 y II.2), me interesa mostrar cómo lograron articular una comunidad epistémica que impulsó la etiqueta teórica de ‘SEE’ a partir de 2008, para después consolidar un movimiento de renovación en el evolucionismo en años posteriores. En la sección II.1 rastrearé la idea de ‘síntesis’ en la biografía intelectual del biólogo y filósofo Massimo Pigliucci, quien acuñó el término ‘Síntesis Evolutiva Extendida’ en 2007. Ulteriormente, en la sección II.2, describiré los esfuerzos paralelos del embriólogo evolutivo Gerd Müller por ‘extender’ la Síntesis Moderna a partir de las contribuciones de la biología evolutiva del desarrollo. Las dos secciones tienen el propósito adicional de exhibir que el proyecto de ‘extender’ la SM, con las configuraciones discursivas relacionadas con lograr una nueva ‘síntesis teórica’, dista mucho de ser una novedad en el evolucionismo y que, en diversos autores y subdisciplinas, podemos encontrar ese ímpetu por impugnar la completitud explicativa de la TEE.

En la sección II.3 narraré el comienzo de la controversia en torno a la SEE, a partir de un taller de discusión que organizaron Pigliucci y Müller en Altenberg, Austria. En esta sección, además de artículos y libros científicos, me valdré de otras fuentes primarias que provienen de plataformas digitales no académicas, como blogs de opinión. El historiador de la biología Luis Campos (2015) ha argumentado que los “tweets” son fuentes legítimas para reconstruir la historia de la ciencia contemporánea y, extendiendo su disquisición, yo considero que los historiadores deben prestar atención a la caterva de recursos digitales informales o semiformales relacionados con

la ciencia y la tecnología, debido a que muchas discusiones científicas se están librando en esos medios.<sup>12</sup>

Finalmente, la sección II.4 será una exposición de los derroteros de la SEE y las discusiones que se suscitaron después de 2008. Interrumpiré la narración antes de 2014, pues los siguientes años del debate serán abordados de forma concomitante a los análisis filosóficos y sociológicos de los siguientes dos capítulos. Sin mayor proemio, comenzaré el análisis histórico.

### **II.1. La(s) síntesis extendida(s) y la prerrogativa integracionista en la biografía intelectual de Massimo Pigliucci**

«Es bastante claro que nos estamos moviendo a una nueva era en la biología evolutiva– una en donde la teoría fundamentalmente genética se está expandiendo para incluir al desarrollo, no sólo como un “constreñimiento”, sino como un agente del cambio. [...] [P]redigo un profundo cambio en las formas de pensar acerca de la estructura y la transformación de los fenotipos.»

–Mary Jane West-Eberhard (1992, pp. 73–74).

«Ha habido murmuraciones desde hace algún tiempo acerca de que la síntesis neo-darwiniana de principios del siglo veinte está incompleta y debe someterse a una revisión mayúscula.»<sup>13</sup>

–Massimo Pigliucci (2005a, p. 565).

El 10 de octubre de 2007 se publicó en la revista *Evolution* un artículo de opinión firmado por el biólogo evolutivo y filósofo italiano-americano Massimo Pigliucci. El texto llevó por título una interpelación: “¿Necesitamos una Síntesis Evolutiva Extendida?” (“Do we need an extended evolutionary synthesis?”) (véase Pigliucci, 2007a). Pigliucci (2007a, p. 2743) inauguró su pieza de opinión citando la obra del famoso ornitólogo Ernst Mayr

---

<sup>12</sup> Esto también nos remite a la reflexión de cuáles serán los archivos históricos del futuro. Las prácticas de las que se valen los historiadores de la ciencia que se especializan en, digamos, el siglo VII o las ciencias decimonónicas, no serán las mismas para reconstruir la historia de las ciencias del siglo XXI o de las últimas décadas del siglo XX. Debemos cobrar conciencia de las idiosincrasias y las posibilidades de las fuentes engendradas en el ciberespacio.

<sup>13</sup> Salvedad: a lo largo de este capítulo, en las citas textuales provenientes de los escritos de biólogos evolutivos, muchas veces se usará el término “neo-darwinismo” (y sus derivados) como sinónimo intercambiable de “Síntesis Moderna”. Yo, como otros historiadores de la biología, rechazo esa aglutinación en términos historiográficos, pero la mantendré en las atribuciones textuales para no interrumpir el flujo de la lectura.

(1993)<sup>14</sup> para apuntalar la aseveración de que la SM era, en 2007, el ‘paradigma’ dominante de la biología evolutiva. Sin prestar atención a la problemática polisemia de la palabra ‘paradigma’ en la obra ‘*The Structure of Scientific Revolutions*’ de Thomas S. Kuhn (véase Masterman, 1970) y sin problematizar su adecuación para describir el cambio teórico en la biología, Pigliucci explícitamente se valió de la visión kuhniana para esbozar un panorama general sobre la historia del evolucionismo en términos de persistencia y reemplazo de paradigmas. Su argumento central (sobre el que profundizaré en el capítulo III, subsección III. 1) es que no ha acaecido ningún cambio de paradigma en la biología evolutiva desde aquel instaurado por las contribuciones de Charles Robert Darwin y Alfred Russell Wallace, mismo que reemplazó al ‘paradigma de la teología natural’ de pensadores como William Paley (pp. 2743-2744). Dentro de la limitada historiografía de Pigliucci, la SM constituyó el siguiente peldaño continuo de ‘ciencia normal’ del paradigma darwiniano;<sup>15</sup> empero, para este autor, en las últimas décadas, desde múltiples trincheras subdisciplinarias se han aportado evidencias empíricas y avances teóricos que sitúan a la biología evolutiva frente a cambios conceptuales no triviales que ponen en tela de juicio la suficiencia explicativa de la SM (p.ej. Rollo, 1995; Schlichting & Pigliucci, 1998; Müller & Newman, 2003; West-Eberhard, 2003; Jablonka & Lamb, 2005). Aunque la biología evolutiva no esté a la vera de un cambio de paradigma, nos dice Pigliucci (2007a), es necesaria una extensión de la SM que busque subsanar los vacíos explicativos de ésta.

La denuncia de Pigliucci (2007a) contravino directamente las aseveraciones que habían hecho algunos famosos genetistas de poblaciones acerca de la completitud de los cimientos de la teoría evolutiva, que, presumiblemente, sólo resta ‘apuntalar’ con datos empíricos recolectados en el campo o en el laboratorio. Daré dos ejemplos relativamente recientes de lo anterior.<sup>16</sup> En respuesta a Wolpert (1996), una pieza de

---

<sup>14</sup> Mayr es considerado por muchos historiadores como el artífice fundamental del movimiento social de la Síntesis Moderna, en términos de contribuir a erigir a la biología evolutiva como una disciplina científica (véase, por ejemplo, Smocovitis, 1994; 2007)

<sup>15</sup> Esta postura tiene similitudes con la impulsada por el mismo Ernst Mayr (2001, p. 272): “Los evolucionistas darwinianos tienen toda la razón en estar orgullosos del paradigma de la biología evolutiva que han construido”.

<sup>16</sup> Desde la publicación de las obras capitales de Mayr, Huxley, Simpson y Stebbins, numerosos biólogos evolutivos han considerado que la teoría evolutiva está, esencialmente, *terminada* y que sólo resta refinarla con detalles empíricos; colmar, con experimentos controlados y muestreos poblacionales, un receptáculo perfectamente formado. Esta percepción se refleja, entre muchos otros ejemplos que podrían

opinión sobre las preguntas aún abiertas en la biología que son las más desafiantes intelectualmente, el genetista de poblaciones estadounidense Brian Charlesworth realizó la siguiente serie de aseveraciones:

*La mayoría de los genetistas evolutivos estarían de acuerdo con que los problemas más importantes del campo han sido resueltos. Entendemos tanto la naturaleza de los procesos mutacionales que generan nuevas variantes genéticas como los procesos poblacionales que causan que éstas cambien su frecuencia a lo largo del tiempo [...], ningún evolucionista serio defendería hoy visiones alguna vez prevalentes como la ortogénesis (evolución predeterminada) o la herencia de los caracteres adquiridos. [...] [Aún] hay muchos problemas intelectualmente estimulantes y potencialmente solubles, pero nunca más nos encontraremos con conceptos tan fundamentales como aquellos formulados por los ‘padres fundadores’ de la genética de poblaciones (Fisher, Wright y Haldane), o haremos experimentos tan revolucionarios como la demostración de Dobzhansky de la selección natural actuando sobre las inversiones cromosómicas polimórficas (Charlesworth, 1996, p. 220; énfasis añadidos).*

En ese tenor, encontramos una cita consonante en el capítulo de cierre del libro *“The Origins of Genome Architecture”* del genetista de poblaciones Michael Lynch: “Mientras entramos a la siguiente fase de la biología evolutiva, podemos estar seguros de dos cosas: la maquinaria teórica básica para entender los procesos evolutivos está bien establecida, y pronto será efectivamente ilimitada por la disponibilidad de información en el nivel del ADN” (Lynch, 2007a, p. 363). Pese a todas las voces disidentes,<sup>17</sup> parece sugerir Lynch, los cimientos de la teoría evolutiva se mantendrán incólumes y la inundación de datos moleculares les dará poder ilimitado (para un análisis de esta visión, véase Bromham, 2009, pp. 399–401). Transformando la archicitada frase que da título a Dobzhansky (1973), Lynch prorrumpe con el dictum: “Nada en evolución tiene sentido sino es a la luz de la genética de poblaciones” (Lynch, 2007, p. 370). El libro de este afamado genetista de poblaciones fue publicado sólo unos meses antes de Pigliucci (2007a), y éste le dedicó una acerba reseña (véase Pigliucci,

---

citarse, en el conocido libro de Jacques Monod, *“Le Hasard et la Nécessité”*. Entresaco un fragmento significativo de lo anterior: “Hoy podemos decir que los mecanismos elementales de la evolución han sido no sólo comprendidos en principio, sino identificados con precisión. [...] No es menos cierto que la evolución sea en biología la noción central, destinada a ser enriquecida y precisada todavía durante mucho tiempo. Sin embargo, *en lo esencial, el problema está resuelto y la evolución no figura más en las fronteras del conocimiento*” (Monod, 1970, p. 156; énfasis añadido).

<sup>17</sup> Por ejemplo, Lynch argumenta que las críticas realizadas por la biología evolutiva del desarrollo son enteramente desdeñables (véase Lynch, 2007, pp. 366–368).

2007b),<sup>18</sup> encapsulando el tipo de crítica que avanzaría en contra de la genética de poblaciones (y los marcos teóricos de la SM) en su artículo de *Evolution* sobre la SEE.

Es significativo mencionar que el artículo de Pigliucci (2007a) se publicó en una de las revistas científicas de mayor impacto del *establishment* de la disciplina (véase Smocovitis, 1994; Cain, 1994). ¿Cómo, entonces, justificaba Pigliucci la ‘necesidad’ de una Síntesis Extendida? ¿Cuáles eran las piezas faltantes en la arquitectura teórico-conceptual de la SM? Su argumento central descansa en el diagnóstico de que la SM no provee de una teoría satisfactoria que dé cuenta de la forma orgánica y sus transformaciones, lo que era un *explanandum* central para los naturalistas decimonónicos como Darwin interesados en la transmutación de las especies: “[...] la teoría evolutiva ha pasado de ser una ‘teoría de la forma’ a una ‘teoría de genes’, y ahora necesita de nuevo una teoría comprehensiva y actualizada de la forma” (Pigliucci, 2007a, p. 2743; comillas sencillas añadidas); “[...] aunque ciertamente necesaria, la genética de poblaciones no está ni remotamente cerca de entender cómo evolucionan los fenotipos” (Pigliucci, 2007b, p. 1173).

La semilla de ese argumento es remontada por Pigliucci a una cita mal atribuida al filósofo de la ciencia vienés Karl Popper: “En última instancia, la razón principal por la que necesitamos una expansión de la Síntesis Moderna fue señalada por Popper hace algunos años: “[la teoría darwiniana] es estrictamente una teoría de genes, pero el fenómeno que tiene que ser explicado es el de la transmutación de la forma” (Pigliucci, 2007b, p. 1173 ; texto en corchetes proveniente del original).<sup>19</sup> La cita correcta, a la que alude Pigliucci, puede encontrarse en Ho & Saunders (1979, p. 575), dos acerbos críticos de la SM que propugnaban por abandonarla por completo y buscar nuevas respuestas en el estudio de los sistemas complejos.<sup>20</sup>

---

<sup>18</sup> Un año después, Pigliucci destinaría otro comentario crítico en contra de Lynch (véase Pigliucci, 2008e).

<sup>19</sup> Huelga decir que la teoría de Darwin no era “una teoría de genes”, ni estricta ni laxamente. Pigliucci comete una considerable imprecisión en su aserción, que resulta plenamente anacrónica.

<sup>20</sup> Pigliucci adjudica esa cita a Popper en múltiples publicaciones posteriores (véase, por ejemplo, Pigliucci, 2008a, p. 894; Pigliucci, 2009a, p. 220), cometiendo reiterados errores al atribuirla a su obra conjunta con el neurofisiólogo australiano John Eccles, *The Self and the Brain* (Popper & Eccles, 1977), específicamente a la página 560 en donde tiene lugar el onceavo diálogo entre los autores. Pigliucci, en una muestra de trabajo académico descuidado, entresaca mal la cita textual del artículo de Platnick & Rosen (1987, p. 13), en donde efectivamente se discute el trabajo de Popper y Eccles, pero toma la referencia de una nota a pie equivocada. Los sistematistas Norman Platnick & Donn Rosen (1987, p. 13) citan la frase de la carencia de una ‘teoría de la forma’ del artículo de Mae-Wan Ho & Peter Saunders (1979, p. 575), “Beyond Neo-Darwinism- An Epigenetic Approach to Evolution”. Diré algo más sobre el

Entre los elementos ausentes de la SM que abonarían a una ‘teoría de la forma’, Pigliucci sugiere: (i) el estudio del desarrollo embrionario, famosamente excluido de las arcas teóricas de la SM (Pigliucci, 2007a, p. 2745; véase también Hamburger, 1980; Alberch, 1991, p. 5; Love, 2003, pp. 313–318) so pretexto de que los embriólogos no quisieron participar en el movimiento unificacionista (véase Mayr, 1993; 1997, p. 264); (ii) la ecología, en combinación con aspectos ontogenéticos (i.e. ‘eco-evo-devo’), que en la SM sólo figura implícitamente como condición de fondo de la acción de la selección natural (Pigliucci, 2007a, p. 2745); (iii) la pretendida ‘revolución de las ciencias ómicas’ (v.gr. genómica, proteómica, transcriptómica) y sus consecuencias conceptuales, en términos de redes genéticas regulatorias y mecanismos neutrales de evolución genómica (*idem*); y (iv) fenómenos desatendidos como la plasticidad fenotípica, la ‘capacitancia evolutiva’ y la herencia epigenética (*ibidem*, p. 2746).

Siguiendo esa línea argumentativa, Pigliucci propugna por la inclusión de conceptos como ‘evolucionabilidad’, ‘modularidad’, ‘robustez’ y ‘paisajes adaptativos multidimensionales’ (*sensu* Gavrilets, 1997) en la agenda de una biología evolutiva que busque confeccionar una ‘teoría de la forma’, además de enfatizar los aportes teórico-empíricos de la biología evolutiva del desarrollo y el estudio de los ‘sistemas complejos’ (Pigliucci, 2007a, pp. 2746–2748). La conjunción de todos esos elementos aludidos por Pigliucci (i.e. de subdisciplinas como la epigenética, la biología evolutiva del desarrollo, eco-evo-devo, el estudio poblacional de la plasticidad fenotípica y la biología de sistemas, y de conceptos como evolucionabilidad, autoorganización, robustez y modularidad) constituye el primer paso hacia la gestación de una Síntesis Evolutiva Extendida (*idem*).<sup>21</sup>

El abanico de campos, conceptos y temas elegidos por Pigliucci como basamentos de la SEE se incrementaría en publicaciones ulteriores, para incluir

---

‘estructuralismo de procesos’ (la visión teórica enarbolada por Ho y Saunders) y su conexión con las llamadas a ‘extender’ o ‘reemplazar’ la Síntesis Moderna en el capítulo V de esta tesis.

<sup>21</sup> Pigliucci (2007, p. 2748) se pronunció al respecto: “[...] la prueba para la SEE está horneándose [‘is in the pudding’, un juego de palabras para afirmar que estaba ‘haciéndose’]: es responsabilidad de aquellos que abogan por una expansión significativa de la biología teórica (en el sentido amplio del entendimiento conceptual de los fundamentos de la disciplina) mostrar progresos tangibles. Sería una lástima, sin embargo, reducir o desestimar la discusión en su infancia. Los biólogos evolutivos, ya sea que aboguen por la SM o la SEE, tienen mucho trabajo que emprender para hacer sentido del conjunto de hallazgos en rápido crecimiento en la biología molecular, del desarrollo y organísmica” (texto entre corchetes añadido).

elementos como el rol de la contingencia en la evolución, la estasis morfológica y otros patrones macroevolutivos, estudios de regulación génica y las propiedades de las redes genéticas regulatorias, la teoría de construcción de nicho, otros canales de herencia no genética, la teoría de selección multinivel, la ‘emergencia biológica’, entre otros (véase Pigliucci, 2009, p. 222).

Al tiempo de la publicación de su artículo en la revista *Evolution*, Pigliucci era un evolucionista consolidado, bien situado en la disciplina como una de las autoridades en el tema de plasticidad fenotípica y las interacciones genotipo-ambiente. En 1997 recibió la presea Dobzhansky (‘Dobzhansky Award’) de manos de la Sociedad para el Estudio de la Evolución (‘Society for the Study of Evolution’), otorgada anualmente “para reconocer los logros y promesa futura de un destacado biólogo evolutivo joven” (Back Matter, 1997, p. 1695). Pigliucci había pasado gran parte de su carrera académica estudiando el control de la *plasticidad fenotípica* en diversas especies de plantas,<sup>22</sup> con especial referencia a la evolución de ‘normas de reacción’ (véase, por ejemplo, Schlichting & Pigliucci, 1993; Schlichting & Pigliucci, 1995; Pigliucci & Schlichting, 1995; Pigliucci et al., 1996; Pigliucci & Schlichting, 1996; Callahan et al., 1997; Pigliucci, 1997).<sup>23</sup> Cultivó esa línea de investigación desde que emprendió su proyecto doctoral bajo la tutoría de Carl D. Schlichting en el Departamento de Ecología y Biología Evolutiva de la Universidad de Connecticut en los Estados Unidos de América (véase su disertación en Pigliucci, 1994).<sup>24</sup> Las colaboraciones entre Pigliucci y Schlichting alcanzaron una nota muy alta con la publicación del libro “*Phenotypic Evolution: A Reaction Norm*

---

<sup>22</sup> La ‘plasticidad fenotípica’ se refiere a la capacidad que tienen los organismos de producir nuevos fenotipos sin variar su genotipo en respuesta a diversos estímulos ambientales durante su ontogenia. Para una indagación histórica sobre la introducción del término en la obra del ecólogo de plantas Anthony David Bradshaw (1965), usualmente reconocido por acuñar el término, véase Peirson (2015). Por supuesto, el estudio del inextricable vínculo entre los organismos en desarrollo y su ambiente, especialmente de la reactividad fenotípica a cambios ambientales, no se remonta primeramente a la década de los sesenta (profundizaré en estos temas al abordar las perspectivas organicistas de principios del siglo XX en el capítulo V de esta tesis).

<sup>23</sup> Sobre la historia de la noción de ‘norma de reacción’, véase Sarkar (1999).

<sup>24</sup> Previamente, Pigliucci había finalizado su primer doctorado en Genética por la Universidad de Ferrara (Italia), bajo la supervisión de Italo Barrai y Gregorio Olivieri, estudiando la plasticidad fenotípica desde otros ángulos experimentales y conceptuales. Su tesis de 1989 llevó por título “Cariología, genética y plasticidad fenotípica de *Ornithogalum montanum*”. Como antecedente a su trabajo doctoral, sus estudios de licenciatura se desarrollaron en el ámbito de la genética de poblaciones de *O. montanum*, en la Universidad de Roma, bajo la tutoría de Giovanni F. D’Amato.

*Perspective*” (Schlichting & Pigliucci, 1998), que se convirtió en una monografía académica de referencia obligada para los estudios sobre el tema. Pigliucci continuó con proyectos de esa línea de investigación cuando obtuvo una plaza académica en la Universidad de Tennessee (1998-2003) y más tarde en la Universidad Estatal de Nueva York en Stony Brook (2004-2009).

Desde la segunda mitad de la década de los ochenta, muchos genetistas cuantitativos explicaban la plasticidad fenotípica como un subproducto evolutivo de la acción de la selección natural actuando sobre ciertos rasgos (plásticos) favorecidos, en perfecta concordancia con los principios de la SM (véase, por ejemplo, Via & Lande, 1985; 1987). En contraposición, algunos biólogos argüían que la plasticidad fenotípica posee su propio sustrato genético, independiente del que subyace a los rasgos plásticos que aportan aumentos en la adecuación, y, por tanto, que este fenómeno biológico seguía su propio modelo de evolución (Scheiner & Lyman, 1989; 1991; para un recuento histórico de este debate, véase Nicoglou, 2015). Al entrar en el campo de investigación de la plasticidad fenotípica,<sup>25</sup> Pigliucci se decantaba por la segunda opción: *i.e.* que la plasticidad fenotípica posee una base genética autónoma, no subsumible a la de los caracteres fenotípicos concretos de los organismos en desarrollo. En sus publicaciones tempranas no se evidencia una fuerte tensión entre el estudio de la plasticidad fenotípica y sus supuestas bases genéticas susceptibles de ser modeladas con las herramientas de la genética de poblaciones (véase Pigliucci, 1993, p. 379), pero en textos posteriores se hace patente un claro descontento con los marcos explicativos tradicionales, particularmente con los que atañen a las derivaciones estadísticas de la genética cuantitativa. En Pigliucci (1996, p. 169) se afirma: “los modelos genético-cuantitativos o bien no tratan con la base genética específica de la plasticidad fenotípica (el así llamado enfoque de ‘caja negra’), o asumen un modelo muy simple de muchos

---

<sup>25</sup> Hace falta una detallada investigación de la situación de la biología evolutiva en la década de los noventa. Algunos evolucionistas diagnosticaban que, a lo largo y ancho de la disciplina, primaba la heterogeneidad teórica y de prácticas experimentales: “Tanto los genetistas de poblaciones, los ecólogos conductuales, los biólogos evolutivos del desarrollo, los paleontólogos y los sistématas tienen sus propias agendas, y [...] los puntos de contacto entre estos parecen ser demasiado pocos” (Arthur, 1995, p. 542). Otros, en cambio, se mostraban optimistas y juzgaban que la disciplina seguía unida por el marco interpretativo de la teoría de selección natural: “[...] lo que me impresiona más sobre nuestro nuevo conocimiento [de múltiples subdisciplinas] es que cada esquina de ese conocimiento está directamente relacionada a la evolución por mediación de la selección natural” (Bonner, 1992, p. 14; texto entre corchetes añadido).

genes que tienen pequeños efectos aditivos”. La carencia central que Pigliucci (1996, p. 171) diagnosticaba en la genética cuantitativa era la ausencia del estudio de la base causal-mecanística de los fenotipos plásticos: “[...] nuestros modelos de la evolución de la plasticidad [provenientes de la genética cuantitativa] están basados en una comprensión muy burda de la maquinaria biológica realmente involucrada en estos procesos”. En su lugar, Pigliucci (1996, pp. 169–172) llamó a complementar esos modelos con enfoques experimentales (*v.gr.* el tamizaje de mutantes, la clonación de genes y la mutagénesis dirigida a *loci* involucrados en la producción de fenotipos plásticos) que contribuyeran a develar los componentes moleculares detrás de la capacidad de los organismos de responder a distintos estímulos ambientales durante su desarrollo.

Es posible atisbar en la obra de Pigliucci la prerrogativa de integrar el conocimiento biológico, recopilado desde diversas disciplinas, de la plasticidad fenotípica, como la vía científica que permita entender de mejor manera su papel en la morfogénesis y en la evolución:

La interacción naciente entre los estudios moleculares y orgánicos de las reacciones a la heterogeneidad ambiental está alterando nuestra perspectiva sobre cómo evolucionan los fenotipos. [...] El desafío del futuro, entonces, es para la biología orgánica (ecológica y evolutiva) y mecánica (molecular y fisiológica) converger en el terreno común de la biología del desarrollo para entender verdaderamente cómo el genotipo y el ambiente interactúan para arrojar la complejidad de fenotipos observados en la naturaleza. [...] [E]l escenario está listo para un período de investigación muy prometedor basado en *una verdadera síntesis de conocimiento biológico*, con diferentes niveles de análisis contribuyendo equitativamente a un entendimiento más profundo sobre qué son los organismos y cómo surgieron (Pigliucci, 1996, pp. 171–172; énfasis añadido).

En Pigliucci & Schlichting (1997) las críticas al enfoque aislado de la genética cuantitativa se recrudecieron. Después de una discusión filosófica sobre la epistemología de los modelos en las ciencias en general (Pigliucci & Schlichting, 1997, pp. 144–145), y en el estudio de la plasticidad fenotípica en particular (pp. 149–152), los autores concluyeron que los modelos de la genética cuantitativa son incapaces de

explicar satisfactoriamente la evolución fenotípica.<sup>26</sup> Diversos argumentos fueron esgrimidos por ellos para sostener esa tesis: por ejemplo, que (i) la genética cuantitativa no investiga la base molecular (mecanística) de los fenotipos (y en ocasiones proscribire su estudio); (ii) la complejidad fenotípica de los organismos desafía el uso de modelos lineales para aprehenderla; (iii) la ubicuidad de las interacciones gen-gen y gen-ambiente torna falaz la asunción sobre la ‘aditividad simple’ de los efectos génicos; (iv) la evolución ocurre fuera del equilibrio; (v) existen problemas al asumir la distribución gaussiana de los rasgos fenotípicos; (vi) los paisajes adaptativos en los que se mueven las poblaciones están cambiando todo el tiempo; (vii) la plasticidad fenotípica puede depender de distintos mecanismos de control genético (*p.ej.* sensibilidad alélica y expresión génica diferencial); y, de forma importante, (viii) las propiedades epigenéticas ‘emergentes’ de los sistemas en desarrollo no son contempladas en los modelos de la genética cuantitativa (véase Pigliucci & Schlichting, 1997, pp. 149–152).<sup>27</sup> Otrosí, para estos autores, la asunción más problemática en los modelos escrutados es la constancia de  $G$  (*i.e.* la matriz genética de varianza-covarianza en la terminología especializada de la genética cuantitativa; Pigliucci & Schlichting, 1997, p. 151; véase también Schlichting, 1986). Una crítica más detallada en contra de  $G$ , especialmente hacia su inadecuación para elucidar los constreñimientos impuestos sobre la selección natural o siquiera para medir la acción sincrónica o diacrónica de la selección en las poblaciones, sería acometida por Pigliucci (2006a) años más tarde.

Para encarar esas deficiencias explicativas de los modelos de la genética cuantitativa *vis-à-vis* el problema de la evolución fenotípica, Pigliucci & Schlichting (1997, pp. 152–155) sugirieron incorporar la modelación no-lineal, la teoría de la optimización en el marco de la teoría de juegos, la teoría de la complejidad (citando, entre otros veneros de ésta, a la ‘teoría de las catástrofes’ de René Thom)<sup>28</sup> y el estudio de las ‘caminatas’ en los ‘paisajes adaptativos rugosos’, en el sentido propugnado por el

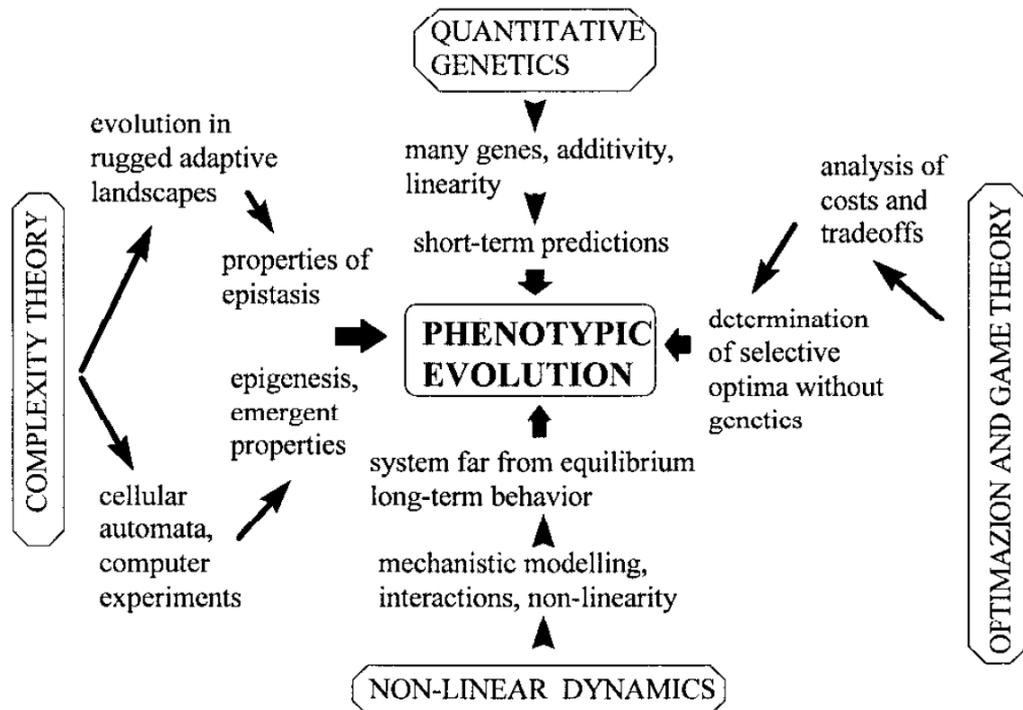
---

<sup>26</sup> No hay que perder de vista que ésta es una crítica que otros biólogos habían realizado con anterioridad, algunos siguiendo rutas argumentativas disímiles (véase, por ejemplo, Lewontin, 1974; Barton & Turelli, 1989; Riska, 1989).

<sup>27</sup> Sobre este último punto, los autores matizaron: “El genotipo no actúa como un modelo estructural para el organismo, sino como un conjunto de reglas que dirigen la acción de los genes en ambientes locales (celulares) particulares” (Pigliucci & Schlichting, 1997, p. 152; sobre esa manera de teorizar, véase también Nijhout et al., 1986; Alberch, 1991).

<sup>28</sup> Para una introducción accesible de la teoría de las catástrofes, consúltese Waddington (1974).

biólogo teórico estadounidense Stuart Kauffman (véase Kauffman & Levin, 1987). Reunir todas esas hebras teóricas y conceptuales para abordar la modelación de la evolución fenotípica constituiría un paso importante “hacia una nueva síntesis teórica” (Pigliucci & Schlichting, 1997, p. 155), representada en la Figura 1:



**Figura 1.** Mapa de conceptos y abordajes que, de acuerdo con Pigliucci & Schlichting (1997), deberían integrarse para constituir una “nueva síntesis teórica” de modelos de evolución fenotípica. Imagen reproducida de Pigliucci & Schlichting (1997, p. 155).

El mayor problema con la genética cuantitativa es probablemente que ésta ha sido expandida para investigar áreas y responder preguntas que no estaba diseñada para abordar. *Esta es la razón principal por la que necesitamos una nueva síntesis teórica.* Posiblemente incluyendo otros enfoques aún no representados en nuestro mapa de conceptos (*Ibidem*, p. 156; énfasis añadido).

El discurso de ‘síntesis’, como algo en curso o que podría acaecer en el futuro próximo, pero ciertamente deseable para la biología, se repetiría en múltiples publicaciones posteriores de Pigliucci acerca de la plasticidad fenotípica y las normas de reacción. Por ejemplo, en 1998 aseveró: “la biología molecular y la biología evolutiva parecen converger finalmente hacia *una verdadera síntesis completa de las ciencias biológicas*” (Pigliucci, 1998a, p. 89; énfasis añadido). En otro artículo de ese mismo año,

centrado en la genética ecológica y evolutiva de la crucífera *Arabidopsis thaliana*, se pronunció a favor de la unificación de la biología:

Intentos por unificar la biología han caracterizado la historia de esta disciplina a lo largo del siglo XX. Uno de los resultados más importantes de esta tendencia ha sido la síntesis neo-darwiniana que llevó a la teoría evolutiva moderna. Recientemente, mucha gente ha invocado la fusión largamente esperada entre la biología orgánica y la biología molecular/del desarrollo. Esta meta resulta ahora asequible gracias a la confiabilidad, sofisticación y bajo costo de las técnicas moleculares modernas. Sin embargo, dado el limitado financiamiento a las ciencias básicas, y el número relativamente pequeño de científicos que estudian biología molecular o evolutiva, una verdadera síntesis parece posible –al menos en el presente– sólo al concentrarnos en unos cuantos organismos [modelo] bien escogidos (Pigliucci, 1998b, p. 489; texto entre corchetes añadido).

Para Pigliucci, el estudio integrativo de la plasticidad fenotípica en organismos modelo, combinando perspectivas de la biología molecular, la biología del desarrollo y la ecología evolutiva, fungiría como una piedra de toque para unificar algunos estancos disciplinares divergentes relacionados con el estudio de la evolución biológica (véase también Pigliucci, 2004a, p. 169).<sup>29</sup> “[El descuido de la plasticidad fenotípica en la ontogenia y la perspectiva de las normas de reacción,] desde un punto de vista teórico, ha obstaculizado la consecución de una verdadera síntesis evolutiva” (Pigliucci, 2001a, p. 52; texto entre corchetes añadido). En la misma vena, ahonda: “[...] una consideración de las normas de reacción es, creo yo, la clave para desentrañar [...] los problemas persistentes que invaden a la síntesis neodarwiniana” (*Ibidem*, p. 208).

En paralelo a los escritos de Pigliucci, muchos biólogos defendieron que el estudio de la plasticidad fenotípica y sus consecuencias evolutivas son perfectamente compatibles con las directrices teóricas de la SM (*v.gr.* de Jong, 2005). En contraste, Pigliucci (2001b, p. 379) aduce que una de las razones por la cual la plasticidad fenotípica no ha sido tomada en serio desde los marcos interpretativos de la SM es que las influencias del ambiente en el desarrollo de los organismos han sido históricamente consideradas como ‘molestias’ (“nuisance”) que hay que tratar (y zanjar) en la práctica (en el diseño experimental o en los muestreos de campo), pero con ninguna relevancia

---

<sup>29</sup> Incluso, Pigliucci creía que su perspectiva integrativa sobre normas de reacción podría dirimir las vehementes discusiones alrededor de la dicotomía de oposición entre ‘naturaleza’ y ‘crianza’ (véase Pigliucci, 2002a; 2003a).

en la configuración de las teorías y los modelos evolucionistas (véase también Bradshaw, 1965, p. 148; Sultan, 1992; Pigliucci, 2005a, p. 481). La inclusión concienzuda de la plasticidad fenotípica en la teoría evolutiva (que pondere adecuadamente los efectos de la ‘asimilación genética’) alteraría el significado y la relevancia de conceptos centrales como ‘caracter’, ‘homología’ y ‘novedades evolutivas’, arguye Pigliucci (2001b, p. 381). “Una integración completa de los efectos ambientales [...] en el fenotipo no será una panacea para resolver todos los problemas en la biología evolutiva, pero ciertamente ayudará a considerar al ambiente como un jugador de igual peso [“an equal player”] en el juego evolutivo” (*Idem*).

En su obra teórica-conceptual de los años noventa y la primera década del nuevo milenio, el ideal epistémico (normativo) de Pigliucci es la síntesis de conocimiento (véase Pigliucci, 2002b, p. 599), aunque con algunos matices filosóficos en sus posturas sobre la ontología del mundo biológico y el pluralismo epistemológico que parecen contradecir lo anterior (véase Pigliucci, 2003b).<sup>30</sup> Así, por ejemplo, Pigliucci & Murren (2003, p. 1464) se pronuncian a favor de una nueva síntesis para la biología evolutiva que gravite alrededor de la noción de *asimilación genética*.<sup>31</sup> Incluso en artículos que no versan sobre plasticidad fenotípica y/o asimilación genética, Pigliucci aboga a favor de las ‘síntesis’ de posturas y enfoques. Un ejemplo lo encontramos en Pigliucci & Kaplan (2000), en donde se prescribe una “síntesis” entre (i) la visión de las pechinas y los

---

<sup>30</sup> “Lo que estoy defendiendo aquí es una visión pluralista de la investigación biológica, análoga a la defendida por Dupré (1993) que está basada en su crítica al reduccionismo extremo. Dupré mantiene que no hay una razón teórica o empírica para creer en la unidad metodológica de la ciencia, y sugiere que el mundo es fundamentalmente heterogéneo en el nivel causal. De hecho, debería ser claro desde las consideraciones de la teoría matemática no-lineal de los sistemas físicos (incluyendo a los biológicos) que el reduccionismo anticuado y una unificación real de la ciencia es imposible, no sólo pragmáticamente, sino también teóricamente [...]. Si Dupré y este autor están en lo cierto, enfocarse en la biología molecular para finalmente sacar a la investigación organísmica de su atolladero de complejidad es como esperar a Godot, y sería recomendable redirigir nuestra energía a otra parte. Por otro lado, la idea de Dupré del desacoplamiento parcial entre los niveles de organización y análisis nos ofrece una nueva clave para entender la biología integrativa. La biología integrativa no es el esfuerzo (altamente engañoso y derrochador) de reducir la biología organísmica a la molecular, sino más bien la búsqueda de una comprensión de las conexiones entre los niveles de la jerarquía biológica [...]. Una visión pluralista de la biología, en lugar de una forzosamente unificada, debería ser liberadora e intelectualmente fértil. Es liberadora porque permite a ecólogos, evolucionistas, biólogos moleculares y a otros continuar con sus trabajos sin tener que mantenerse actualizados con la totalidad de la investigación biológica, y, sin embargo, permanecer confiados de que serán capaces de producir avances significativos de conocimiento” (Pigliucci, 2003b, p. 304).

<sup>31</sup> Para un análisis conceptual de esta noción, véase Waddington (1961). Una visión contemporánea puede consultarse en West-Eberhard (2003). Regresaré a este importante concepto en el capítulo III, subsección III.1.1.

constreñimientos evolutivos que se popularizó con la publicación de Gould & Lewontin (1979) como una crítica al pandaptacionismo, y (ii) el papel “panglossiano” de la selección natural empujando a las poblaciones en los paisajes adaptativos (p. 67).

¿Cuáles fueron las influencias intelectuales que llevaron a Pigliucci a considerar que era posible fraguar una nueva síntesis, o que la biología evolutiva se encontraba a la vera de una? Muchas de las fuentes que Pigliucci leía y activamente discutía tenían las mismas formulaciones discursivas en favor de una ‘nueva síntesis’. El monumental libro “*Developmental Plasticity and Evolution*” de la bióloga estadounidense Mary Jane West-Eberhard (2003) es un excelente ejemplo de ello. Pigliucci reconoce haber sido influenciado por los escritos de West-Eberhard (particularmente West-Eberhard, 1989), cuando comenzó sus estudios doctorales en la Universidad de Connecticut (Pigliucci, 2003c, p. 449). Desde el incipit de su libro, West-Eberhard se pronuncia a favor de repensar las explicaciones evolucionistas: “Este es un libro sobre desarrollo y evolución principalmente para biólogos interesados en la teoría evolutiva. [...] La universal responsividad ambiental de los organismos, junto a los genes, influencia el desarrollo individual y la evolución orgánica, y esta comprensión nos obliga a reexaminar los temas principales de la biología evolutiva bajo una nueva luz” (West-Eberhard, 2003, p. vii). La bióloga estadounidense, como Pigliucci, compartía el ideal epistémico de perseguir una síntesis del conocimiento biológico en aras de hacer avanzar a la biología evolutiva: “Si no hubiera ningún intento, por más defectuoso que fuera, por *generalizar y sintetizar*, comenzando con los hallazgos de la investigación empírica especializada, tendría poco sentido hacer investigación” (West-Eberhard, 2003, p. viii; énfasis añadido). Para West-Eberhard, su libro, en sí mismo, era un intento de “síntesis entre desarrollo y evolución” (West-Eberhard, 2003, p. vii).<sup>32</sup>

En su reseña de West-Eberhard (2003), intitulada “La nueva síntesis evolutiva: ¿a la vuelta de la esquina o quimera imposible?”, Pigliucci (2003c) discurre sobre las posibilidades de extensión teórica en la disciplina:

---

<sup>32</sup> La primera parte de West-Eberhard (2003) es una tentativa explícita por delinear los componentes conceptuales de una nueva síntesis (con sustento empírico) que provea una “teoría unificada del desarrollo fenotípico y la evolución” (p. 28). Dichos componentes son “plasticidad fenotípica” (capítulo 3), “modularidad” (capítulo 4), “desarrollo” (capítulo 5) y “evolución adaptativa” (capítulo 6).

Como el artículo [West-Eberhard, 1989], este volumen tiene el potencial de ser trascendental en el desarrollo de nuestras ideas sobre la evolución fenotípica. De hecho, varios otros autores (incluyéndome, a costa de sonar un poco autocomplaciente) recientemente han contribuido con esfuerzos dirigidos a cristalizar una muy invocada (o muy ridiculizada, dependiendo del punto de vista) nueva síntesis evolutiva [...]. Como en el caso de la síntesis neodarwiniana previa [...], un *corpus* de libros ha aparecido a largo de varios años, de autores con trasfondos diversos, todos convergiendo en ciertas ideas acerca de los procesos evolutivos. La verdadera pregunta es: ¿estamos finalmente presenciando la segunda síntesis, o es este un sendero lateral interesante que finalmente no se volverá a conectar con el sendero principal? (Pigliucci, 2003c, p. 450).

Además de West-Eberhard (2003), Pigliucci (2003c, p. 450) citó, entre otros, los siguientes libros como fuentes de las que abreviaría una nueva síntesis extendida: Rollo (1995), un ejemplo de lo que Wallace Arthur (1995, p. 542) llamó biología evolutiva “integrativa” para entender la evolución fenotípica; obras de la (naciente) biología evolutiva del desarrollo como Raff (1996), Gerhart & Kirschner (1997) y Wilkins (2001); Wolf et al. (2001), un tratado sobre el rol de la epistasis en la evolución; Oyama et al., (2001), una referencia programática sobre la teoría de sistemas en desarrollo; las monografías del propio Pigliucci sobre plasticidad fenotípica (Pigliucci, 2001; Schlichting & Pigliucci, 1998); y la monumental obra póstuma de Stephen Jay Gould (2002) (aunque guardando cierta ambivalencia al respecto de esta última). Uno de los temas comunes que Pigliucci (2003, p. 451) encontraba en estas distintas obras es el rechazo al genocentrismo para entender la evolución (véase también Pigliucci, 2004b, p. 591).

Dos eran los asuntos que Pigliucci (2003c, p. 450) diagnosticó como escollos que una nueva síntesis debería superar : (i) el “hecho histórico”, según sus palabras, de que la SM excluyó a la embriología de sus arcas teóricas y era momento de reintegrar a la disciplina a la palestra del evolucionismo (algo que también repetiría en Pigliucci, 2007a, como mencioné en páginas previas; véase también Gilbert et al., 1996); y (ii) que la genética y la biología molecular han aportado una comprensión “desbalanceada” de la evolución, favoreciendo visiones “no organizmicas” centradas en el irrestricto poder causal de la molécula del ácido desoxirribonucleico. Pigliucci (2003c, p. 450), de nueva cuenta (*vide supra*), aducía que era necesaria la reconciliación entre los enfoques

“organísmicos” y “moleculares” para entender la evolución de la forma orgánica, un argumento que otros biólogos, principalmente desde las trincheras de la biología evolutiva del desarrollo, habían empujado en años previos (véase, por ejemplo, Wray, 1994, p. 6; Carroll, 2000; Johnson & Porter, 2001).<sup>33</sup>

Pigliucci remata su reseña de West-Eberhard (2003) con una cavilación sobre el posible legado que instauraría este libro, al respecto de lo que, de forma somera, denomina la “segunda síntesis” que avizora en el horizonte del evolucionismo:

Este libro es una lectura obligada para biólogos evolutivos, a pesar del hecho de que no es un parteaguas. De hecho, no podría serlo, pues se basa en el extenso trabajo realizado por la autora (y muchos otros) por proporcionar una síntesis de hechos y cómo estos encajan en un marco conceptual general. [...] Quizá West-Eberhard haya empujado sus ideas generales demasiado lejos. Sólo el tiempo lo dirá, dependiendo en gran medida en cómo su trabajo y el de otros [...] afectará la investigación en biología evolutiva durante las próximas décadas. Pero si la *segunda síntesis* está aquí para quedarse, *Developmental Plasticity and Evolution* seguramente será considerado un pilar fundamental de su estructura (Pigliucci, 2003c, p. 452; énfasis añadido).

La preocupación por entrever cómo continuar, o qué podrían hacer los biólogos disidentes para articular una nueva síntesis extendida, es encapsulada en Pigliucci (2004b, p. 591): “Pero, ¿qué, exactamente, está en el aire, y cómo podremos convertirlo en algo más que una serie de críticas sobre los límites de la síntesis neodarwiniana, salpicadas de algunas sugerencias interesantes sobre qué hacer a continuación?”. En esa misma publicación, Pigliucci reconoce abiertamente que no tiene las respuestas a esa interrogante (*idem*; véase también Kutschera & Niklas, 2004).

---

<sup>33</sup> Ejemplificando lo anterior, Johnson & Porter (2001) propugnaban por llevar a cabo estudios de genética de poblaciones de las vías de regulación del desarrollo embrionario: “La síntesis entre la genética de poblaciones y el desarrollo formaría los cimientos de una teoría microevolutiva de la adaptación anclada en el conocimiento de cómo los fenotipos son construidos por los genotipos” (p. 45). Partiendo de otras directrices, Carroll (2000) argüía que debería integrarse la paleontología, el estudio del desarrollo y la genética para constituir una nueva síntesis. En ese tenor, afirmaba: “Una nueva síntesis evolutiva requiere de: la integración del conocimiento de todas las formas de vida que han existido sobre la tierra; un profundo entendimiento de la historia geológica de nuestro planeta; conocimiento detallado de los cambios en la biología del desarrollo en todos los organismos multicelulares; y una apreciación de los procesos de cambio genético, selección natural y especiación tal como pueden ser observados en poblaciones modernas” (Carroll, 2000, p. 31).

En los siguientes años, Pigliucci, además de continuar publicando revisiones actualizadas sobre temas de plasticidad fenotípica (*p.ej.* Pigliucci, 2005a; Pigliucci et al. 2006) y cada vez menos artículos de investigación empírica, se dedicó a escribir reseñas de libros que, en su opinión, abonaban a vislumbrar los contornos de una nueva síntesis en el estudio de la evolución. De manera importante para lo que se convertiría en la historia de la SEE, destina comentarios a Müller & Newman (2003a; “*Origination of Organismal Form: Beyond the Gene in Developmental and Evolutionary Biology*”) y Jablonka & Lamb (2005; “*Evolution in Four Dimensions. Genetic, Epigenetic, Behavioral, and Symbolic Variation in the History of Life*”).

De acuerdo con Pigliucci (2004b, p. 591), las perspectivas y ejemplos empíricos del libro de Müller & Newman (2003a) ayudan a entender que “[l]os organismos no comienzan con una colección de genes que generan todo lo demás; estos necesitan de un conjunto de condiciones ambientales, al igual que de la herencia de materiales e información extragenética de la generación previa. Desde el punto de vista del análisis causal, se puede decir que los genes son una condición necesaria, pero lejos de ser suficiente, para el desarrollo (y evolución) de los organismos”. Por otra parte, el libro de Jablonka & Lamb (2005), en palabras de Pigliucci, aporta “una visión más amplia de la herencia [que] pone presión a la síntesis neodarwiniana” (Pigliucci, 2005a, p. 565). Después de discutir elogiosamente la estructura y la minuciosidad de Jablonka y Lamb al confeccionar “*Evolution in Four Dimensions*”, Pigliucci (2005a, p. 566) asevera que “[e]l clamor por revisar el neo-darwinismo se está volviendo tan fuerte que, con suerte, la mayoría de los biólogos evolutivos practicantes comenzarán a prestar atención”. El ímpetu de sus declaraciones sobre una posible síntesis extendida se acrecentaría en los siguientes años.<sup>34</sup>

De forma explícita, a partir de 2006 Pigliucci comenzó a enarbolar una perspectiva kuhniana para entender el cambio teórico en la biología evolutiva (visión que articularía con mayor claridad en Pigliucci, 2007a). Su reporte de la reunión de la Sociedad para el Estudio de la Evolución (23 al 27 de junio, 2006; Pigliucci, 2006b), que

---

<sup>34</sup>Empero, en algunas publicaciones en coautoría con Carl Schlichting, Pigliucci se mostraría más mesurado en sus aserciones. Por ejemplo, en Pigliucci et al. (2006, p. 2366) se concluye: “Creemos que las nuevas ideas sobre el rol de la plasticidad fenotípica en la evolución, al igual que la reevaluación de conceptos como AG [asimilación genética] y acomodación fenotípica, representan no una amenaza para la SM, sino una bienvenida expansión de su horizonte actual”.

tuvo lugar en su propia casa académica en los Estados Unidos (la Universidad Estatal de Nueva York en Stony Brook) y que él mismo ayudó a organizar (véase *The Society for the Study of Evolution*, 2006, p. 424), es el primer artículo en donde encontramos discusiones enmarcadas con el lenguaje interpretativo de Kuhn:<sup>35</sup>

Un examen superficial de las presentaciones orales y los carteles en exhibición durante la reciente reunión [...] confirma la idea de que la biología evolutiva está saludable, y ocupada con la resolución de rompecabezas [“puzzle solving”]. Mucha resolución de rompecabezas. Algunos títulos de las secciones en *Evolution* 2006 incluyeron “selección natural y evolución contemporánea”, “teoría y métodos filogenéticos”, “adaptación”, “especiación”, “evolución conductual y social” y “biología comparativa”. [...] Todo esto es muy emocionante, pero también se ha vuelto la marca estándar tanto en reuniones profesionales como en los artículos técnicos. Entonces, ¿está la biología evolutiva—casi 150 años después de la publicación del *Origen de las Especies* de Darwin— ocupada sólo en la resolución de rompecabezas, o hay nuevas ideas importantes en el horizonte? Quizá es un poco de ambas. Yo no vi nada en la reunión [...] que olera a un cambio de paradigma (sin embargo, estos son reconocidos sólo después de que ocurren, e incluso no sin considerable controversia entre historiadores y filósofos de la ciencia). Pero yo escuché diversas ponencias que prometen desarrollos importantes en la manera en la que pensamos acerca de la evolución biológica (Pigliucci, 2006b, pp. 377–378).

En particular, Pigliucci (2006b, pp. 378–379) estaba aludiendo a los trabajos de Christina Richards y colaboradores (Universidad de Stony Brook) sobre el papel que juegan los sistemas de herencia epigenética en la variación y evolución de poblaciones naturales, particularmente de especies invasoras, y a la demostración “convinciente” (en sus palabras) que Alex Badyaev (Universidad de Arizona, EUA) presentó sobre la ocurrencia de la acomodación genética en el chamacuelo, también conocido como pinzón mexicano (*Carpodacus mexicanus*; véase Badyaev, 2005; 2009), tal como había sido propuesta por West-Eberhard (2003). Tras glosar dichas contribuciones en el congreso, Pigliucci apuntaló su reporte con lo siguiente:

¿Todo esto significa que una muy anunciada ‘nueva síntesis’ en la teoría evolutiva está a la vuelta de la esquina? Así lo creo, dado que nuevos desarrollos empíricos y conceptuales han continuado enriqueciendo a la biología evolutiva más allá de los

---

<sup>35</sup> En el capítulo III se profundizará en cómo Pigliucci entendía la historia del evolucionismo a partir de la visión kuhniana del cambio científico, argumentación que situó en el centro del texto donde acuñó el término ‘Síntesis Evolutiva Extendida’ (Pigliucci, 2007a).

horizontes intelectuales delineados por Dobzhansky, Mayr y Simpson, entre otros. Sin embargo, como Gould (2002) ha argumentado persuasivamente [...], veremos mayor crecimiento de los fundamentos establecidos por Darwin, no una reformulación fundamental del darwinismo. Esto significa que *la biología evolutiva seguirá desafiando el modelo de Kuhn de cambios de paradigma* y, en el proceso, distinguirá claramente el *modus operandi* de la biología de aquel del de la física (Pigliucci, 2006b, p. 379; cursivas añadidas).<sup>36</sup>

Casi un año después, en agosto de 2007, aparecería en línea el afamado artículo de Pigliucci en donde acuña el término de ‘SEE’, que después sería anexado al fascículo de diciembre de la revista *Evolution*. Al poco tiempo, dicho artículo recibió su primera mención por la pluma del filósofo de la ciencia Jonathan Kaplan en su reseña del libro “*Genes in Development: Re-Reading the Molecular Paradigm*”, editado por Eva M. Neumann-Held y Christoph Rehmann-Sutter (véase Kaplan, 2007, p. 428). Lo anterior no resulta sorprendente, pues Kaplan había escrito junto con Pigliucci el libro “*Making Sense of Evolution. The Conceptual Foundations of Evolutionary Biology*” (Pigliucci & Kaplan, 2006), y el filósofo estadounidense fungió como asesor de la tercer tesis doctoral de Pigliucci, ahora en temas de filosofía de la ciencia, mientras éste aún se encontraba contratado como investigador en la Universidad de Tennessee (antes de moverse a la Universidad Estatal de Nueva York en Stony Brook).<sup>37</sup>

En Pigliucci & Kaplan (2006) hay múltiples evocaciones a la propuesta de una “nueva síntesis” que los autores columbraban en el porvenir del evolucionismo. Por ejemplo, en la coda del libro, en la forma de un diálogo filosófico trenzado entre los autores y un escéptico imaginario, ellos aventuran:

---

<sup>36</sup> Resulta paradójico que si Pigliucci consideraba que el modelo kuhniano es inadecuado para describir el cambio teórico en la biología le destinara tantas páginas para abordar la historia del evolucionismo en sus artículos posteriores (véase Pigliucci, 2007a; 2009a).

<sup>37</sup> En su entrenamiento formal como filósofo de la ciencia, a Pigliucci le interesó explorar el famoso *dictum* de Daniel Dennett en el dominio de la biología evolutiva: “No hay tal cosa como ciencia libre de filosofía; sólo hay ciencia cuyo bagaje filosófico se trae a bordo sin ser examinado” (Dennett, 1995, p. 21). ¿Cuáles son los presupuestos filosóficos que se mantienen tácitos en la biología evolutiva?, ¿cómo clarificar malentendidos conceptuales?, eran preguntas centrales en su disquisición. Su tesis, intitulada “Hábitos peligrosos: examinando el bagaje filosófico de la investigación biológica” (véase Pigliucci, 2003d), sería vertebral para la ulterior elaboración de Pigliucci & Kaplan (2006). En ese libro, se explora qué es la “adecuación”, cómo medir la acción de la selección natural, cuáles son las dianas y unidades de la selección, qué son las “pechinas” y los constreñimientos biológicos, y se propone resolver el debate en torno a la pluralidad de definiciones de ‘especie’ al postular que éstas son conceptos de “parecido de familia” (*sensu* “*Las Investigaciones Filosóficas*” de Ludwig Wittgenstein) (véase Pigliucci & Kaplan, 2006; véase también Pigliucci, 2003e).

M [Massimo] & J [Jonathan]: No hay duda en nuestras mentes de que la Síntesis Moderna –aunque ha sido extremadamente útil e históricamente productiva– necesita una importante reelaboración. No somos los únicos en sugerir esto. En los últimos años, libros de biólogos como Stephen Jay Gould, Mary Jane West-Eberhard, Eva Jablonka y Marion Lamb, y ciertamente uno de nosotros (Pigliucci, con Carl Schlichting), han intentado esbozar en repetidas ocasiones lo que podrá ser necesario para los próximos desarrollos importantes de la teoría evolutiva moderna. Vemos este libro de manera similar, aunque desde una perspectiva más filosófica, y, por tanto, más centrada en la crítica conceptual que en la construcción de teoría biológica (Pigliucci & Kaplan, 2006, p. 264).

Unas páginas más adelante, la postura de los autores engloba mucho de lo que Pigliucci llevaba años elucubrando:

ESCÉPTICO: Entonces, ¿qué sigue? ¿A dónde creen que irán los intentos de Gould, West-Eberhard, Jablonka y Lamb, y los suyos por conjurar una crisis para la teoría evolutiva moderna? ¿Se ven a sí mismos como agentes parciales de un cambio de paradigma kuhiano? ¿Está la biología evolutiva verdaderamente madura para una nueva síntesis? [...]

M & J: Interesante lenguaje que usas. Nosotros no pensamos que estamos intentado “conjurar” una crisis: la teoría evolutiva no está en crisis, pero hay un reconocimiento generalizado (aunque todavía no universal) de que hay mucho espacio para mejoras sustanciales. También hay un sentimiento de que dichas mejoras están a punto de madurar [...]. En lo que respecta a los cambios de paradigma, uno puede hacer un muy buen argumento de que la teoría evolutiva nunca ha atravesado por uno de estos (a diferencia, digamos, del cambio de la astronomía ptolemaica a la copernicana, o de la física newtoniana a la relativista, los famosos ejemplos de Kuhn). Esto es porque los científicos han continuado construyendo sobre los cimientos dispuestos por Darwin, no reemplazando los cimientos en sí mismos. No esperamos que la situación cambie durante la siguiente fase de síntesis [...].

Incluso después de importantes avances empíricos y conceptuales adicionales, la teoría evolutiva seguirá siendo esencialmente “darwiniana”. El Maestro [con mayúsculas] estaba (mayoritariamente) en lo correcto, después de todo (Pigliucci & Kaplan, 2006, pp. 270–271; texto en corchetes añadido).

El éxipit con el que culmina el libro nos deja muy en claro que, para Pigliucci, la “nueva síntesis” sería plenamente darwiniana. Como he mostrado en esta subsección, en la obra de Massimo Pigliucci, antes de su publicación emblemática en la revista

*Evolution*, es posible encontrar múltiples indicios y barruntos relacionados con “una nueva síntesis evolutiva”; además, el ideal epistémico que él parecía perseguir en su carrera profesional como biólogo evolutivo de plantas era el de arribar a ‘síntesis’ de conocimiento, prácticas experimentales (como las de la biología molecular y la biología organísmica) y de perspectivas teórico-interpretativas.

Antes de trazar los derroteros de la etiqueta “Síntesis Evolutiva Extendida” y sus ideas acompañantes, desde 2007 hasta 2012 (secciones II.3 y II.4), es importante detenernos brevemente en la figura del embriólogo evolutivo Gerd B. Müller, cuyos esfuerzos paralelos por extender la SM convergieron con los de Pigliucci para configurar los horizontes de la SEE.

## **II. 2. Gerd B. Müller, la biología evolutiva del desarrollo y las explicaciones mecánicas de la forma orgánica**

Es importante comenzar esta sección con una salvedad: el artículo de Pigliucci que apareció en la revista *Evolution* no es ningún punto de quiebre en la biología evolutiva, sino un texto que reúne y recopila algunos elementos desperdigados de décadas de debate en la disciplina (que tampoco se agotan con la parca enumeración que él mismo realiza sobre los putativos ‘precursores’ de una síntesis extendida). El discurso sobre extender la síntesis evolutiva llevaba décadas siendo discutido por una miríada de biólogos (algo que también veremos con mayor detalle en la primera mitad del capítulo V). Lo anterior se hace patente con la publicación cuasi-simultánea de otro artículo que llamaba a extender la SM.

En diciembre de 2007, Gerd B. Müller, un prominente biólogo de origen vienés, publicó en *Nature Reviews Genetics* una pieza que llamaba a “extender” las narrativas evolucionistas tradicionales alineadas con las asunciones epistémicas de la SM, pero sólo a partir de lo que la biología evolutiva del desarrollo en su conjunto (Evo-Devo, con ambas mayúsculas, englobando tanto *evo-devo* como *devo-evo*)<sup>38</sup> aportaba para repensar el evolucionismo (Müller, 2007a). Lo anterior contrasta con Pigliucci (2007a) que

---

<sup>38</sup> Para una elaboración de la distinción, y del uso de Evo-Devo con mayúsculas, véase Müller (2007b; véase también Hall, 2000). El proyecto *devo-evo* como algo diferenciable del de *evo-devo* es defendido, por ejemplo, en Wagner et al. (2000).

consideraba múltiples hebras diseminadas en diversas subdisciplinas biológicas. Según Müller (2007a, pp. 943–947), Evo-Devo apuntala una extensión de la SM debido a los múltiples programas de investigación que comprende y por su tratamiento particular de temas teóricos sobresalientes como “modularidad”, “plasticidad fenotípica” e “innovación evolutiva”, que engendran un distanciamiento significativo con la teoría estándar en cómo concebir la *evolucionabilidad*, las *propiedades emergentes* y la *organización* de los sistemas biológicos.<sup>39</sup>

Müller, desde sus textos tempranos, había enfatizado la necesidad de entender las dinámicas del desarrollo para tener una mejor comprensión de la (macro)evolución (véase Levinton et al., 1986), especialmente del origen de los caracteres morfológicos novedosos o de las ‘novedades evolutivas’ en general (Müller, 1989; Müller & Wagner, 1991). Médico de formación, pero con un sólido entrenamiento ulterior como embriólogo y morfológico en la Universidad de Viena (heredero directo de la tradición finisecular de biología experimental del *Biologische Versuchsanstalt*; véase Coen, 2006; Müller 2017a),<sup>40</sup> a Müller siempre le interesaron las “hipótesis mecánicas del cambio evolutivo” (Müller & Alberch, 1990, p. 164) afincadas en las transformaciones del desarrollo:<sup>41</sup>

Una teoría comprensiva de la forma orgánica [...] debe relacionar los procesos de corto plazo del desarrollo embrionario con los procesos de largo plazo de la evolución, dado que el cambio fenotípico estructural en la filogenia sólo puede originarse mediante alteraciones de la ontogenia. La vinculación de los dos procesos detenta la clave del entendimiento de la evolución morfológica (Müller, 1991, p. 605).

---

<sup>39</sup> El filósofo Stavros Ioannidis (2008) coincide con Müller al respecto de que Evo-Devo puede conducir a una “síntesis evolutiva extendida” (p. 574), dado que la disciplina provee nuevos *explananda* que habían resultado invisibilizados u obviados por la SM. Empero, el autor, a diferencia de Müller, argumenta que esto no constituye, *eo ipso*, una reformulación radical del “neo-darwinismo”.

<sup>40</sup> Esta era una cultura que enfatizaba las conexiones, más que la separación, entre las diversas ciencias, la filosofía y el arte (Wagner & Laubichler, 2004, p. 93). El ideal propugnado era la síntesis de las disciplinas. Por otro lado, las investigaciones experimentales y teorizaciones de corte ‘organicista’ conducidas en el *Biologische Versuchsanstalt* serán exploradas en la segunda mitad del capítulo V de esta tesis.

<sup>41</sup> En ese tenor, el quid del problema de las novedades evolutivas era “investigar los mecanismos generativos posibles que subyazcan en el origen de nuevas estructuras morfológicas. [...] [U]n enfoque empírico al problema de la novedad tiene que concentrarse en los principios organizacionales de los sistemas en desarrollo y su habilidad para generar nuevas estructuras” (Müller & Wagner, 1991, p. 230). Los autores aseguran que es necesario hacer una fuerte distinción entre el *origen* evolutivo de un carácter y su *fijación* en las poblaciones a lo largo de las generaciones (*idem*).

Por ello, comenzó con sus críticas a la suficiencia explicativa de la SM: “[...] *la genocéntrica teoría sintética no explica completamente la evolución en el nivel morfológico y organísmico*. Como consecuencia, una variedad de conceptos teóricos acerca de la relación entre desarrollo y evolución han sido propuestos, induciendo [sic] una integración de los programas de investigación ontogenéticos y evolutivos” (*idem*; énfasis añadido). Müller sostenía que los procesos y las dinámicas del desarrollo no son reducibles a factores genéticos, y que la teoría evolutiva dominante, al buscar formular todas sus explicaciones aduciendo al poder causal de los genes (o el cambio de las frecuencias alélicas a lo largo de las generaciones), necesitaba de nuevas perspectivas.<sup>42</sup> En otra publicación, Müller se lamenta:

[...] una teoría evolutiva que ha reemplazado en gran medida a los organismos por ecuaciones matemático-estadísticas obviamente no tiene necesidad de explicar la particularidad de la organización morfológica. Pero el reciente regreso del organismo como un tema explícito de análisis evolutivo ha puesto inmediatamente el problema de la organización morfológica [...] de nuevo en foco (Müller, 1997, p. 821; énfasis añadido).<sup>43</sup>

Una influencia intelectual destacable para Müller fue el biólogo marino, morfológico y biólogo teórico (y, en los últimos años de su carrera, epistemólogo evolucionista) Rupert Riedl, quien fue su mentor en la Universidad de Viena (Müller, 2006). En su *opus magnum*, “*Order in Living Organisms: A Systems Analysis of Evolution*”, Riedl (1978) argumentó que los problemas de la organización fenotípica no pueden ser resueltos por la teoría sintética y requieren de un enfoque sistémico-teórico, centrado en el análisis del desarrollo embrionario y los constreñimientos que impone a la producción de variación, que coadyuve a dar cuenta de éstos. Empero, su propuesta ‘sistémica’ era mejor pensada como una extensión que se ancla en la SM (para tratar los problemas que quedaron sin respuesta), no una nueva teoría incompatible o derrocadora de la tradición neodarwiniana (véase Riedl, 1977, pp. 362, 364, 366; para una

---

<sup>42</sup> Sobre la relación entre genes y ontogenia, Müller discurre: “[...] la ontogenia es un proceso multidimensional, una interacción de sistemas dinámicos entre niveles de desarrollo moleculares, celulares y tisulares. Cada nivel se caracteriza por propiedades particulares que están distantes del genoma y está influenciado por diversos parámetros ambientales” (Müller, 1991, pp. 605-606).

<sup>43</sup> La cuestión del “regreso del organismo” será un tema central en el análisis histórico de los capítulos V y VI de esta tesis.

exposición detallada de las visiones teóricas de Riedl, véase Wagner & Laubichler, 2004).<sup>44</sup>

De Riedl, sostengo yo, Müller aprendió el presunto valor de perseguir “síntesis” en la biología (aunque con un estilo más beligerante que su maestro): “El sello distintivo de su estilo intelectual [de Riedl] fue el reconocimiento de las interacciones dialécticas en evolución en todos los dominios de la exploración científica, desde las moléculas a las mentes y la cultura, y *la defensa de síntesis teóricas comprehensivas*, incluso, como él solía decir, a riesgo de ser ridiculizado” (Müller, 2006, p. 190; énfasis añadido).

Müller (1994) retomaría el lenguaje de las “síntesis” en su texto “Biología evolutiva del desarrollo: Fundamentos para una nueva síntesis” (*Evolutionäre Entwicklungsbiologie: Grundlagen einer neuen Synthese*). Por los próximos años, Müller continuaría señalando que la SM no puede explicar satisfactoriamente la evolución de la forma orgánica (v.gr. Newman & Müller, 2000, p. 314): “El marco formal de la teoría neodarwiniana requiere que los caracteres morfológicos estén dados y, por lo tanto, no constituye una teoría de cómo éstos surgen”; “[...] los mecanismos epigenéticos son los agentes generativos en el origen de los caracteres morfológicos, [y esto] ayuda a explicar hallazgos que son difíciles de reconciliar con el modo neo-darwiniano estándar” (*Ibidem*, p. 304; véase también Müller & Newman, 2003b, p. 3).

Durante la década de los noventa, la tarea de explicar la forma orgánica y sus transformaciones parecía recaer en la bullente disciplina de la biología evolutiva del desarrollo (véase, por ejemplo, Hall, 1989; Wake et al., 1991; Hall, 1992a; Schwartz, 1999). Tanto científicos como filósofos participaron en una discusión colectiva (que se extendió a la primera década del siglo XXI), cuyo centro gravitaba alrededor de (o buscaba desembocar en) una “síntesis”: cómo integrar el estudio del ‘desarrollo’ y la

---

<sup>44</sup> En trabajos posteriores, Riedl argüiría que los patrones macroevolutivos, como la existencia y conservación de los ‘planes corporales’ de los metazoarios (y la importancia de los constreñimientos impuestos por los sistemas en desarrollo), habían sido ignorados por los neo-darwinistas debido a que ellos esgrimen una definición estrecha de “evidencia científica”. Por tanto, Riedl vio la necesidad de cambiar el “estilo cognitivo” de las ciencias biológicas para que los asuntos de ‘complejidad’ y fenómenos emergentes puedan ser mejor apreciados. Durante sus últimos años en la Universidad de Viena, Riedl persiguió un proyecto que él concebía como una nueva base para recentrar la filosofía de la ciencia a partir de las explicaciones evolutivas de las habilidades cognitivas (siguiendo una epistemología naturalizada) (véase, por ejemplo, Riedl, 2000; véase también Wagner & Laubichler, 2004, p. 95).

‘evolución’ (véanse, como muestras significativas, los capítulos en Sansom & Brandon, 2007 que recapitulan dos décadas de discusiones; véase también Vergara-Silva, 2003).<sup>45</sup>

Como señala Ioannidis (2008, p. 568), “[la biología evolutiva del desarrollo] ha sido vista por muchos como una síntesis potencial entre la biología evolutiva y del desarrollo” (véase también Gilbert, 2000a, pp. 703–705). Para otros autores, la disciplina debería ser el punto de partida para construir una síntesis complementamente nueva (véase Amundson, 1994; 2005). En general, para muchos académicos, el asunto de cómo esta integración, encapsulada en Evo-Devo (aunque no ceñida ahí), contribuiría a repensar la evolución era un asunto abierto a debate (véase, por ejemplo, Sterelny, 2000; Robert, 2002).

El rol de Evo-Devo como una disciplina garante o impulsora de una ‘nueva síntesis evolutiva’ o una ‘síntesis extendida’ ha despertado ríos de tinta en las últimas décadas, y, dada su amplitud, no podrán ser cubiertos en esta tesis. Los párrafos precedentes tenían el cometido de contextualizar mínimamente el artículo de Müller (2007a) y su llamado a extender la SM. Esto porque, en la historia reciente de la SEE, la sinergia que se trenzó entre Massimo Pigliucci y Gerd B. Müller fue importante para impulsar y aumentar la visibilizar del movimiento de renovación en el evolucionismo, o, mejor dicho, para constituirlo como tal, con una comunidad de diálogo que compartiera metas en común (*vide infra*).

### **II. 3. De etiqueta teórica a movimiento social: los “16 de Altenberg” y el surgimiento de la controversia alrededor de la “síntesis posmoderna”**

En esta sección narraré cómo la SEE pasó de ser una etiqueta teórica, como era usada por Pigliucci, Müller u otros autores en sus publicaciones tempranas (véase secciones II.1 y II.2), a convertirse en un movimiento incipiente de renovación en el evolucionismo que trascendía las figuras individuales de sus proponentes. No obstante, ese cambio de estatus se vio acompañado por el arranque de la controversia en torno a la SEE.

---

<sup>45</sup> El lector puede consultar reconstrucciones históricas de largo aliento sobre este tema espinoso (i.e. la relación entre ‘ontogenia’ y ‘filogenia’ en la historia de la biología) en Love & Raff (2003), Amundson (2005) y Laubichler & Maienschein (2007). Para un análisis histórico de la relación entre evolución y desarrollo en la década de los setenta, véase Suárez-Díaz & García-Deister (2015).

Müller y Pigliucci se conocieron en julio de 2007 (Müller, comunicación personal),<sup>46</sup> en el marco de la reunión bianual de la Sociedad Internacional de Historia, Filosofía y Estudios Sociales de la Biología (ISHPSSB, por sus siglas en inglés), que tuvo lugar en la Universidad de Exeter, Inglaterra (25-29 de julio). Ambos autores impartieron ponencias en una sesión organizada por el antropólogo físico Jeffrey Schwartz que llevó por título “¿Qué pasó con la evolución después de la Síntesis?” (“What Happened to Evolution After the Synthesis?”). Después de la ponencia inaugural de Schwartz,<sup>47</sup> Pigliucci (2007c) presentó un trabajo intitulado “El (casi) olvidado fenotipo” [“The (almost) forgotten phenotype”], en donde formuló las tesis centrales de lo que se convertiría, meses más tarde, en su artículo de *Evolution* (Pigliucci, 2007a). En su ponencia, Pigliucci (2007c) enfatizó que la biología evolutiva comenzó como una teoría de la forma,<sup>48</sup> pero con las exclusiones y el “endurecimiento” de la SM (tomando la expresión de Gould, 1983), sumándose el apabullante éxito de la biología molecular, la explicación de la transformación de las formas desapareció de la agenda evolucionista (así, la SM tornó a ser una ‘teoría de genes’). Cito *in extenso* el resumen de Pigliucci (2007c):

Una tradición intelectual paralela [...] emergió para atender a aquellos biólogos que estaban cada vez más insatisfechos con la SM, una tradición que se centraba en los fenotipos y en sus cambios a lo largo del tiempo, y que encontró algunos de sus exponentes más vocales (y a menudo controvertidos) en figuras como Goldschmidt, Schmalhausen y Waddington, por mencionar algunos. Sus conceptos, respectivamente, de monstruos esperanzados, selección estabilizadora y asimilación genética, se hicieron a la vez conocidos y casi completamente ignorados por los biólogos practicantes hasta la segunda parte de la década de 1980. Fue en ese momento que varios investigadores de una nueva generación (p. ej., Stearns, Schlichting, West-Eberhard) comenzaron a utilizar el concepto de plasticidad fenotípica [...] como la pieza central para el

---

<sup>46</sup> Los días 21 y 22 de marzo de 2019, en el marco del taller “The Extended Evolutionary Synthesis: Philosophical and Historical Dimensions” (Universidad Ruhr de Bochum, Alemania) en el que participé como ponente invitado, tuve la oportunidad de conversar en diversas ocasiones con Gerd B. Müller acerca de la historia reciente de la SEE.

<sup>47</sup> Schwartz es un antropólogo versado en temas de historia y filosofía de la biología, con una mirada crítica en contra del panselccionismo, el determinismo genético y el gradualismo estricto (véase, por ejemplo, Schwartz, 1991; Maresca & Schwartz, 2006). En el congreso de la ISHPSSB de 2007, impartió una ponencia cuestionando la validez de considerar a la SM como una ‘síntesis’ *bona fide* (Schwartz, 2007; se revisarán argumentos filosóficos en esta tónica en el capítulo III de este manuscrito de tesis). A últimas fechas, Schwartz es un simpatizante declarado de la SEE.

<sup>48</sup> Müller coincide con esta tesis: “La biología evolutiva surgió del antiguo deseo de comprender *el origen y la diversificación de las formas orgánicas*” (Müller & Newman, 2003b, p. 3; énfasis añadido).

renacimiento del fenotipo. En el lapso de dos décadas, la plasticidad pasó de ser una molestia a evitar a toda costa a una palabra clave en la teoría evolutiva, y la investigación empírica y teórica sobre la plasticidad tuvo éxito no sólo en revivir el interés sobre el papel de la ecología en la teoría evolutiva, sino también en resucitar y actualizar el trabajo de Waddington y Schmalhausen (aunque no el Goldschmidt). Al mismo tiempo, por supuesto, el enfoque evo-devo se estaba desarrollando de manera bastante independiente, con el objetivo de incluir finalmente a la biología del desarrollo en el marco de la SM. Ahora estamos en una encrucijada interesante donde la Síntesis Moderna sigue siendo el [...] paradigma dominante en biología evolutiva, con estudios de evo-devo y plasticidad que intentan expandir el marco conceptual y empírico de la Síntesis para incluir finalmente a la biología del desarrollo y a la ecología. *Es una pregunta abierta si estos esfuerzos darán como resultado una teoría evolutiva significativamente aumentada –suficiente para merecer un nuevo término post-SM para identificarlo–, y, lo que es más importante, si el tridente de SM/evo-devo/plasticidad será suficiente para finalmente precisar problemas difíciles como la evolución de las novedades fenotípicas (Pigliucci, 2007c, s.p.; énfasis añadido).*

Müller (2007c), por su parte, impartió la ponencia “Donde EvoDevo va más allá de la Síntesis Moderna” (“Where EvoDevo goes beyond the Modern Synthesis”), y propulsó un argumento similar al del Pigliucci: la SM debe extenderse porque no puede explicar, siquiera someramente, la evolución fenotípica (véase también el mismo argumento en Müller & Newman, 2003b). Veamos:

El surgimiento de la Biología Evolutiva del Desarrollo a principios de la década de 1980 fue tanto una respuesta a la incompletitud esencial de la teoría sintética, en particular con respecto a la evolución fenotípica, como un resultado de los avances metodológicos en la biología del desarrollo [...]. Acogida por muchos como un nuevo paradigma que podría conducir a *una segunda síntesis evolutiva*, queda por demostrar si tales expectativas pueden cumplirse. [...] [E]l enfoque causal-mecanístico de EvoDevo también representa una desviación importante del paradigma de correspondencia poblacional-genético que se encuentra en el núcleo de la síntesis. EvoDevo se concentra en la evolución fenotípica y permite predicciones no sólo sobre lo que se mantendrá y variará adaptativamente, sino también sobre lo que es posible que surja en determinadas condiciones. Esto extiende el alcance explicativo de la teoría evolutiva más allá de las capacidades del marco de la síntesis (Müller, 2007c, s.p.; énfasis añadido).

Fue en el transcurso de esta reunión<sup>49</sup> que ambos autores se dieron cuenta que sus inquietudes teóricas y sus disconformidades con la SM guardaban muchas

---

<sup>49</sup> En esa edición del congreso de la ISHPSSB, muchas otras voces disidentes en contra de la SM se pronunciaron. Por ejemplo, Eva Jablonka y Marcello Biuatti organizaron la sesión “El Darwinismo en el

semejanzas entre sí.<sup>50</sup> A partir de este encuentro, Pigliucci y Müller decidieron organizar un taller de discusión al respecto de la articulación de una Síntesis Evolutiva Extendida (Figura 2).

Con el amparo del Instituto Konrad Lorenz para la Investigación en Evolución y Cognición (KLI, por sus siglas en inglés, ‘Konrad Lorenz Institute’), una institución privada que había sido fundada por Rupert Riedl en 1991 con el capital pecuniario de la familia Lorenz (Wagner & Laubichler, 2004, p. 95)<sup>51</sup> y que Müller ha presidido desde 1997, el taller encontró su sede: la casa de infancia de Konrad Lorenz, en cuyos bosques circundantes el famoso etólogo realizó sus experimentos del período crítico de impronta parental en los gansos (véase Vicedo, 2013, pp. 45, 56). La propuesta del taller en torno a los horizontes de una SEE fue cobijada por el filósofo Werner Callebaut, director científico del KLI desde 1999 hasta 2014, que, junto con Müller, también había llamado a extender la teoría estándar de la evolución (véase Callebaut et al., 2007).<sup>52</sup> El evento académico, programado para acontecer en julio de 2008, formaría parte de la serie de ‘talleres Altenberg en biología teórica’, organizados por el KLI con una periodicidad anual desde 1996.<sup>53</sup>

---

siglo XXI: más allá de la Síntesis Moderna I” (“Darwinism in the 21st century: Beyond the Modern Synthesis I”), que contó con la participación de Ehud Lamm (“Evolution of networks and networks of evolution”), Marcello Biuatti (“The ‘benevolent disorder’ and recognition processes as conditions for the different adaptation strategies of prokaryotes, eukaryotes and humans”) y Eva misma (“The developmental aspect of heredity and evolution”). Además, se presentó una mesa al respecto de la teoría de los sistemas en desarrollo: “Teoría de sistemas en desarrollo y la unificación de la biología (“DST and the Unification of Biology”), organizada por Marie-Claude Loren. Las ponencias de dicha mesa fueron: Anouk Barberousse (“Developmental Systems Theory and the Neo-Darwinian Theory of Evolution”) Marie-Claude Lorne (“Positional Information and parity thesis”), Francesca Merlin (“DST’s concept of expanded inheritance: Is it too expanded?”), y Thomas Pradeu (“DST and the definition of the organism”).

<sup>50</sup> Müller (comunicación personal) afirma que, en ese congreso, ambos descubrieron que su colega tenía “en prensa” un artículo que llamaba a “extender” la síntesis evolutiva, usando la misma expresión (por lo que decidieron adoptarla de ahí en adelante). Lo anterior no puede ser el caso debido a que el artículo de Pigliucci (2007a) fue enviado a dictamen a la revista *Evolution* el 15 de agosto de 2007, casi un mes después de la reunión de la ISHPSSB en Exeter. El 16 de agosto el artículo de Pigliucci fue aceptado para publicación.

<sup>51</sup> El KLI fue inicialmente establecido en el municipio de Altenberg (el lugar de nacimiento de Konrad Lorenz), en el distrito de Urfahr-Umgebung, en la provincia de Alta Austria. En 2016, el instituto renovó sus instalaciones en Klosterneuburg, en las inmediaciones de la ciudad de Viena.

<sup>52</sup> En un obituario dedicado a Callebaut, Müller dijo de él: “En la biología teórica y evolutiva, Werner será recordado como un partidario de la versión extendida de la teoría evolutiva actualmente fabricándose, habiendo contribuido a ella él mismo con sus conceptualizaciones sobre modularidad biológica [...] y el enfoque de sistemas orgánicos” (Müller, 2015, p. 2; véase Callebaut & Rasskin-Gutman, 2005; Callebaut et al., 2007).

<sup>53</sup> El primer taller Altenberg de biología teórica llevó por título “La emergencia y evolución de la organización” (“The Emergence and Evolution of Organization”), y fue convocado por Walter Fontana,



**Figura 2.** Fotografía de Gerd B. Müller (izquierda) y Massimo Pigliucci (derecha) en Altenberg, Austria durante julio de 2008. La fotografía proviene del archivo digital del Instituto Konrad Lorenz.

El taller contaría con un contrato de libro con la prensa universitaria del Instituto de Tecnología de Massachusetts (MIT) para incluir las contribuciones de los ponentes. Se esperaba que el libro colectivo apareciera en 2009, para coincidir con los festejos globales del bicentenario del nacimiento de Charles Darwin y los 150 años de la publicación del “*Origen de las Especies*”.

¿Cuál era la situación de la SEE antes del inicio del taller en el KLI? El artículo de Pigliucci (2007a) y el rótulo de ‘Síntesis Evolutiva Extendida’ comenzó a discutirse en la literatura primaria de las ciencias biológicas (tanto en artículos empíricos como de

---

Gerd Müller y Günter Wagner. Otro antecedente importante fue el tercer taller Altenberg de biología teórica (1999) con el título “Los orígenes de la forma organizmática: más allá del paradigma del gen” (“The Origins of Organismal Form: Beyond the Gene Paradigm”), organizado por Gerd Müller y Stuart Newman (véase Müller & Newman, 2003a). Ese taller reunió a biólogos de diversas orientaciones disciplinares “cuyo trabajo ha intentado, de diversas formas, proveer el elemento generativo ausente en los recuentos tradicionales del desarrollo y evolución de la forma biológica” (Müller & Newman, 2003a, “Prefacio”). Del resto de los talleres Altenberg en biología teórica que se realizaron antes de 2008, dos más versaron sobre temáticas vinculadas a las incipientes discusiones de la SEE: el sexto taller (2001) “Ambiente, desarrollo y evolución” (“Environment, Development, and Evolution”), organizado por Brian K. Hall, Roy Pearson, y Gerd Müller (véase Hall et al., 2004); y el treceavo taller (2005) “Arribando a una biología teórica: el centenario de Waddington” (“Arriving at a Theoretical Biology: The Waddington Centennial”), organizado por Manfred Laubichler y Brian K. Hall acerca de la figura del embriólogo británico Conrad Hal Waddington, que desembocaría en un número especial de la revista *Biological Theory*, editada por el KLI (véase Laubichler & Hall, 2008; Hall & Laubichler, 2008). La lista completa de los talleres puede consultarse en: [https://www.kli.ac.at/content/en/events/kli\\_workshops](https://www.kli.ac.at/content/en/events/kli_workshops).

modelaje matemático; *v.gr.* Tyedmers et al., 2008; Fernando et al., 2008) y en piezas de reflexión teórico-conceptual (Uller, 2008; Pepper & Herron, 2008, p. 622),<sup>54</sup> en algunos casos de forma crítica (véase Gorelick & Laubichler, 2008, p. 81). Durante todo ese año, Pigliucci publicaría un par de trabajos reafirmando su propuesta de una SEE. Por ejemplo, después de discutir la polisemia del término, Pigliucci (2008b) argumentó que el estudio de la ‘evolucionabilidad’ constituirá uno de los componentes principales de una SEE. “La evolucionabilidad [...] ciertamente será uno de los pilares conceptuales de la SEE, y cómo la arquitectura genética, los constreñimientos del desarrollo y la selección natural interactúan para hacer posible o limitar la evolucionabilidad de los linajes será una de las preguntas cruciales” (Pigliucci, 2008c, p. 601). Además de discutir la importancia de la evolucionabilidad, Pigliucci arguyó que una reformulación drástica de la (ambivalente) metáfora de los paisajes adaptativos de Sewall Wright tiene un papel que jugar en la SEE (véase Pigliucci, 2008c). Por otro lado, Pigliucci (2008d, p. 134) comenzó a citar en conjunto las piezas de Müller (2007a) y Pigliucci (2007a) al introducir la noción de ‘SEE’ y condensó sus argumentos de trabajos previos.

Empero, sería fuera del dominio de las publicaciones académicas especializadas donde la idea de la SEE cobraría notoriedad, gracias a la participación de una periodista independiente de nombre Suzan Mazur. El 8 de marzo de 2008, en la página web neozelandesa *Scoop*, la reportera Suzan Mazur (2008a) publicó un artículo sensacionalista e hiperbólico intitulado “¡Altenberg! ¿El Woodstock de la Evolución?”, en donde afirmó:

No es la granja de Yasgur [aludiendo al terreno en donde aconteció el ‘festival de música y arte de Woodstock’ que congregó a más de 400,000 personas en el estado de Nueva York el 15 de agosto de 1969], pero lo que ocurra este julio en el Instituto Konrad Lorenz en Altenberg, Austria promete ser mucho más transformador para el mundo que Woodstock. [...] [E]s una reunión de 16 biólogos y filósofos de estatura de estrellas de rock –llamémoslos “los 16 de Altenberg”– que reconocen que la teoría de la evolución

---

<sup>54</sup> De manera destacada, el biólogo evolutivo sueco Tobias Uller, que después de 2014 se convertiría en uno de los proponentes más visibles de la SEE (véase capítulo III), afirmó en 2008: “Existe una conciencia creciente de que los biólogos evolutivos necesitan redirigir su atención de una visión estrecha centrada en el gen, [...] hacia aspectos ontogenéticos de la evolución fenotípica, para entender cabalmente la evolución de la forma y de la función orgánica [cita a Pigliucci, 2007a, entre otros]. Este cambio de enfoque requiere que primero extendamos nuestra visión de la herencia para la incluir a la herencia epigenética [...] y, segundo, que atendamos el rol de la plasticidad del desarrollo al iniciar y dirigir la evolución adaptativa” (Uller, 2008, p. 432; texto entre corchetes añadido).

que la mayoría de los biólogos practicantes acepta y que se enseña en las aulas hoy, es inadecuada para explicar nuestra existencia. Es previa al descubrimiento del ADN, carece de una teoría de la forma corporal y no acomoda “otros” nuevos fenómenos. Entonces, la teoría que Charles Darwin nos dio, que fue desempolvada y reenvasada hace 70 años, parece que está por renacer como la “Síntesis Evolutiva Extendida”. [...] Ciertamente, la historia podrá ver a los “16 de Altenberg” de hoy como el “Club X” de 9 –Thomas Huxley, Herbert Spencer, John Tyndall, et al.– de la Inglaterra decimonónica, que moldearon la ciencia de su día.

Además de trazar comparaciones estrambóticas (y definitivamente desproporcionadas), Mazur (2008a) se dedicó a citar y glosar extractos de sus entrevistas con una lista inconexa de pensadores ‘heterodoxos’ del evolucionismo, entre ellos, Richard Lewontin, Stanley Salthe, Jerry Fodor, Massimo Pigliucci, tres Stuarts (Kaufmann, Newman y Pivar) y Niles Eldredge.<sup>55</sup> Mazur (2008a) remató su artículo diciendo: “Claramente una nueva teoría de la evolución impactará todas nuestras vidas. ¿Pero cómo? Quizá una *transmisión global pública* de la reunión ‘Altenberg 16’ es la respuesta a esa pregunta” (énfasis añadido). Mazur demandaba que el mundo se enterase de lo que ocurriría en el KLI, a la guisa del festival de Woodstock.<sup>56</sup>

---

<sup>55</sup> Por aportar un ejemplo, Mazur (2008a) cita las palabras de Richard Lewontin al preguntarle por la SEE y la reunión de los ‘16 de Altenberg’: “[...] todos estos son términos muy vagos...Eso es lo que intenté decir sobre Steve Gould [sic], que los científicos están siempre buscando una teoría o idea que puedan empujar como algo que nadie nunca había pensado, porque esa es la forma en la que consiguen su prestigio...tienen una idea que anulará toda nuestra visión de la evolución, porque de otra forma son simplemente empleados en una fábrica, por decirlo de algún modo. Y la fábrica fue diseñada por Charles Darwin”. Lo curioso de esta interpelación es que probablemente Lewontin no tuviese ni la más pálida idea de qué podría ser la SEE, o quiénes eran Pigliucci o Müller. Mazur intentaba vender a la SEE como una propuesta irresistiblemente revolucionaria. En una nota posterior, Mazur (2008c) entrevistó a Richard Dawkins y le preguntó si había sido invitado a la cumbre de Altenberg para repensar la evolución y postular una nueva teoría que se aleje del lente genético. Dawkins, un tanto azorado (según se trasluce en las transcripciones), sin saber bien a bien de qué le estaba hablando, respondió entre risas: “Lamento decir que suelen invitarme a muchos eventos y literalmente no puedo recordar si fui invitado a éste en particular o no”. Ante la insistencia de Mazur, Dawkins especuló sobre el valor de incluir una ‘teoría de la forma’ en el marco evolucionista estándar y concluyó que, en sí misma, una teoría sobre los orígenes de la forma no basta, pues requiere de la teoría de la selección natural para explicar la “ilusión del diseño” en la naturaleza.

<sup>56</sup> Quince días antes de la publicación de su artículo, Mazur se enteró por voz de Pigliucci sobre el taller de discusión en Altenberg. El 28 de febrero de 2008, Mazur se reunió con Pigliucci en Nueva York, aduciendo unas credenciales falsas (afirmando que era colaboradora regular del periódico *Philadelphia Inquirer*), para entrevistarle informalmente al respecto del libro en contra del creacionismo, el movimiento del Diseño Inteligente y la pseudociencia en general que Pigliucci estaba escribiendo en esos momentos (el manuscrito que se convertiría en “*Nonsense on Stilts: How to Tell Science From Bunk*”; véase Pigliucci, 2010a). Cuando Mazur (2008a) apareció publicado, en una página web que nada tenía que ver con el *Philadelphia Inquirer*, Pigliucci constató que Mazur había encontrado una historia de tabloide que minar: “Para mi asombro, Mazur había ignorado esencialmente todo lo que le había dicho en casi una hora de charla y, en cambio, se había enfocado en los últimos cinco minutos de nuestra conversación. Antes de salir de la cafetería, ella me había preguntado qué iba a hacer durante el verano, y yo casualmente

Un par de días más tarde, Mazur (2008b) publicó *in extenso* la transcripción de la invitación al taller Altenberg de biología teórica que recibieron los prospectos de ponentes. Contra la formulación revolucionaria que Mazur imputó a los propósitos del taller, la invitación era mesurada al respecto del espacio de discusión que se buscaba construir (véase también Pigliucci, 2010a, p. 101).<sup>57</sup>

¿Quiénes fueron invitados al taller en el KLI para reflexionar sobre los posibles contornos de una SEE o, según la marca folletinesca de Mazur, quiénes fueron los “16 de Altenberg”? En primera instancia, los dos organizadores, Massimo Pigliucci y Gerd Müller; Werner Callebaut (Universidad de Hasselt y KLI); el historiador y filósofo de la biología John Beatty (Universidad de Columbia Británica); el biólogo matemático Sergey Gavrilets (Universidad de Tennessee); la bióloga y filósofa Eva Jablonka (Universidad de Tel Aviv); el paleobiólogo David Jablonski (Universidad de Chicago); el biólogo teórico Marc Kirschner (Universidad de Harvard); el filósofo de la biología Alan Love (Universidad de Minnesota); el biólogo teórico Stuart Newman (Colegio Médico de Nueva York); el biólogo John Odling-Smee (Universidad de Oxford); el genetista Michael Purugganan (Universidad de Nueva York); el biólogo teórico Eörs Szathmáry (Colegio Budapest); el biólogo evolutivo del desarrollo Günter Wagner (Universidad de Yale); el biólogo teórico David Sloan Wilson (Universidad de Binghamton); y el biólogo evolutivo del desarrollo Gregory Wray (Universidad de Duke).<sup>58</sup>

---

mencioné algunos planes de viaje, incluyendo un taller sobre el estatus de la teoría evolutiva que estaba organizando en Altenberg [...] con el apoyo logístico y financiero del [...] KLI” (Pigliucci, 2010a, p. 100).

<sup>57</sup> “Nuestra idea es nada menos que reunir a un grupo de biólogos y filósofos de alto nivel para tener un intercambio franco de ideas sobre cómo podría verse, en todo caso, una nueva Síntesis Evolutiva Extendida. [...] El desafío nos parece claro: ¿cómo hacemos sentido, conceptualmente, de los asombrosos avances en biología desde la década de 1940, cuando la SM estaba tomando forma? [...] Lo que es menos claro es cuánta perorata de una Síntesis Evolutiva Extendida (SEE) de hecho coalescerá en una estructura conceptual orgánica capaz de aumentar significativamente la síntesis existente, al tiempo que conserve los muchos avances clave del darwinismo y el neodarwinismo [...]. El objetivo del simposio propuesto es, de hecho, aceptar el desafío y preguntar a varios biólogos y filósofos prominentes (véase la lista preliminar de temas y colaboradores a continuación) que han trabajado para avanzar la teoría evolutiva exactamente (o incluso aproximadamente) cómo se vería una SEE significativa” (Mazur, 2008b; véase también Pigliucci, 2010a, p. 101).

<sup>58</sup>Reproduzco la lista preliminar de las contribuciones con los títulos textuales de las secciones y los temas a ser expuestos. Sección 1: *Selección y adaptación reformadas*. Deriva [génica]: John Beatty; neutralismo: Sergey Gavrilets; selección multinivel: David Sloan Wilson. Sección 2: *Nuevas visiones sobre genomas y herencia*. Redes genéticas regulatorias: Greg Wray; genomas y post-genomas: Michael Purugganan; herencia epigenética: Eva Jablonka; herencia de nicho: John Odling-Smee; Sección 3: *Entendiendo el fenotipo*. Dinámicas de la macroevolución: David Jablonski; plasticidad fenotípica: Massimo Pigliucci; orígenes de la forma: Stuart Newman. Sección 4: *Contribuciones desde Evo-Devo*. Innovación: Gerd Müller; modularidad: Günter Wagner; evolucionabilidad: Marc Kirschner. Sección 5: *Características de*

Al ser denegadas las insistentes peticiones de Mazur para asistir al taller, en donde podría continuar con su cobertura periodística, ella se ensañó con exponer “la presunta conspiración que estaba fraguando la SEE” (Müller, comunicación personal).<sup>59</sup> Con su estilo estrafalario de aparatosas comparaciones, Mazur (2008d) escribió:

**ES PRIVADA.** Esa es la noticia de los organizadores sobre si el público puede o no escuchar la conversación de 16 científicos reunidos para relanzar la teoría de la evolución en Altenberg, Austria este julio. Pero, si bien el Instituto Konrad Lorenz, donde tendrá lugar el simposio, puede no parecerse exactamente al estanque sagrado del emperador Augusto, donde los sacerdotes leían las entrañas de las anguilas y anticipaban lo que acontecería en Roma— y la ciencia evolucionista no es tan remotamente primitiva—, existe la preocupación pública acerca de la *emergencia de altos sacerdotes de la evolución* [*‘Evo high priests’*] (mayúsculas y negritas en el original; énfasis añadido).<sup>60</sup>

Con sus palabras, Mazur parecía advertir en contra del advenimiento de nuevos ‘dogmas’ y ‘capellanes evolucionistas’. Dado que Mazur fue responsable de poner a la SEE en la palestra internacional, resulta interesante destacar cuál fue la recepción de sus artículos en diversas comunidades académicas y no académicas. El periódico estadounidense *The New York Times* y las reputadas revistas científicas *Nature* y *Science*, se dejaron seducir por el hilo abierto por Mazur y solicitaron enviar corresponsales a cubrir el taller en Altenberg (Pigliucci, 2010a, p. 101; Müller, comunicación personal). Las historias sensacionalistas de Mazur fueron rápidamente recogidas en blogs de diversos evolucionistas famosos, como el administrado por el bioquímico canadiense Larry Moran o en *Pharyngula* de P. Z. Myers. Así, la etiqueta de ‘SEE’ comenzó a ganar fama en la comunidad de biólogos evolutivos, asociada a la reunión de los ‘16 de Altenberg’ y el vaticinio de un cambio mayúsculo en la comprensión de la evolución (véase, por ejemplo, Myers, 2008a; 2008b). “Esa hipérbole [que proyectó Mazur al homologar el taller del KLI con Woodstock] ha reverberado a lo largo y ancho [...] de la

---

*síntesis extendidas.* La no-centralidad del gen: Werner Callebaut; principios de transición: Eörs Szathmáry; diferencias conceptuales en las dos síntesis: Alan Love.

<sup>59</sup> Según el propio recuento de Mazur (2010, p. 4), en febrero de 2008 ella fue invitada por Pigliucci a asistir al taller de Altenberg, e incluso habló por teléfono con Werner Callebaut sobre la logística de la reunión. En su correo personal recibió la invitación, firmada por Pigliucci y Müller, que fue enviada a los 16 de Altenberg. Sólo después de que su primer artículo fue publicado en *Scoop* al respecto del ‘Woodstock de la evolución’, fue que el acceso al KLI le fue vedado (véase también Mazur, 2008j).

<sup>60</sup> Huelga decir que, en aras de fomentar la discusión interna, desde 1996 todos los talleres Altenberg de biología teórica se han conducido a puerta cerrada y con un limitado número de ponentes/asistentes.

biología evolutiva” (Pennisi, 2008, p. 196). Por a su asociación con esa retórica, la articulación de una SEE fue vista con reticencia y escepticismo, y, en ocasiones, con sorna.<sup>61</sup> En su texto, Moran (2008a) comentó:

La reunión está siendo organizada por Massimo Pigliucci y eso no inspira confianza. Muchos otros de los participantes tienen ideas extravagantes sobre la evolución. [...] Si la reunión sólo fuera sobre el rol del azar y los accidentes en la evolución, entonces sería una contribución valiosa a la teoría evolutiva. En cambio, como el artículo [de Mazur] lo señala claramente, la “Nueva Evolución” probablemente se concentrará en el punto de vista opuesto. Pueden esperar un gran énfasis en el diseño, la epigenética, evo-devo y en la autoorganización como un principio fundamental. [...] Las cosas se vuelven complicadas porque hay otros puntos de vista que están intentando capitalizarse sobre la agitación actual para impulsar ideas que realmente bordean el reino de los locos [“kookdom”]. Hay un gran peligro en lanzar al bebé con el agua de la bañera [aquí aludiendo al rechazo del marco evolucionista de la SM]. Podríamos terminar dando credibilidad a algunas ideas locas. [...] No veo cómo la mayoría de los periodistas científicos podrán abrirse camino a través de este complicado laberinto, pero admiro a Suzan Mazur por intentarlo (texto entre corchetes añadido).<sup>62</sup>

Paralelamente, la comunidad de adalides del Diseño Inteligente aprovechó el discurso de Mazur, cooptando la bandera de la SEE, para señalar que la teoría darwiniana (y su visión del mundo) estaba en crisis, con una revolución en el horizonte. Paul Nelson (2008), en uno de los blogs más visitados que aboga explícitamente por el Diseño Inteligente (*Uncommon Descent*), aseveró: “La reunión deberá ser emocionante. [...] La teoría evolutiva está —y ha estado por mucho tiempo— en un período de gran convulsión”. La reunión de los ‘16 de Altenberg’ concitó cientos de comentarios en el blog, y la historia fue publicitada en muchos otros foros en pro del Diseño Inteligente. Como señalan Casanueva-López & Vergara-Silva (2018, p. 303), “[a]quella reunión [...] resultaría inmediatamente célebre por la contraproducente publicidad que recibió al respecto de las tergiversaciones que activistas del creacionismo anglosajón le otorgaron en algunas páginas de internet”. El uso de la SEE como arma retórica y propagandística del creacionismo acrecentó la desconfianza hacia la SEE en el sector de los biólogos

---

<sup>61</sup> Myers (2008a) bromeó sardónicamente al respecto: “[En Altenberg,] ¿habrá lodo, marihuana y amor libre también? [como en Woodstock]” (texto entre corchetes añadido).

<sup>62</sup> Analizaré la participación de Larry Moran y los blogs de opinión en el debate en torno a la SEE, desde el punto de vista de la sociología de la ciencia y la epistemología social, en el capítulo IV de esta tesis.

evolutivos.<sup>63</sup> Por otro lado, genetistas de poblaciones como Michael Lynch han afirmado que defender ideas como modularidad, evolucionabilidad y robustez “no es muy diferente de la filosofía del diseño inteligente que invoca mecanismos desconocidos para explicar la biodiversidad” (Lynch, 2007b, p. 8603).

El hálito sensacionalista que rodeó al taller del KLI comenzó a perfilar el horizonte de recepción de lo que se articularía como la SEE en años posteriores. En la mente de los biólogos evolutivos, la SEE no podía desligarse tan fácilmente de un discurso alborotador y grandilocuente; de un mero intento por agitar las aguas del evolucionismo, motivado por razones extra-científicas, sin fundamentos empíricos que respaldasen sus aseveraciones desproporcionadas. Como alude Pennisi (2008, p. 196): “La mera mención de los ‘16 de Altenberg’ [...] causa que algunos biólogos evolutivos pongan los ojos en blanco”.

No obstante, 2008 es la fecha cuando la SEE adopta un cariz distinto: deja de ser una etiqueta teórica promulgada en las publicaciones aisladas de unos cuantos biólogos evolutivos (como Pigliucci o Müller), para convertirse en un movimiento incipiente de renovación en el evolucionismo que trasciende las figuras individuales de sus proponentes. A partir de ese año, el movimiento, además de ser vilipendiado por algunos evolucionistas y festejado por creacionistas, se agenció una comunidad epistémica de respaldo: nuevos biólogos, además de los dos anteriormente referidos, tomaron el estandarte de la SEE (sección II.4 y capítulos III y IV).

Mazur continuó su seguimiento de los ‘16 de Altenberg’, publicando en los meses previos al taller en el KLI semblanzas y notas sobre algunos de sus asistentes. Le destinó un par de piezas a Stuart Newman, al que llama “el nuevo maestro de la evolución” (Mazur, 2008e), y a sus teorías sobre el origen de los planes corporales de los metazoarios en la Explosión del Cámbrico (Mazur, 2008f; 2008g; véase Newman & Bhat, 2008). Ulteriormente, Mazur (2008i) publicó la recopilación y ampliación de sus textos en formato de ebook, “*Altenberg 16: An Exposé of The Evolution Industry*”, que tendría versión impresa un par de años más tarde (Mazur, 2010).<sup>64</sup>

---

<sup>63</sup> Ahondaré más sobre este punto en el capítulo IV, sección IV. 4.

<sup>64</sup> Dice Mazur (2008i) como gancho de su libro: “Pero, ¿cumplirán los A-16? ¿Nos ayudarán a librarnos de la mentalidad de la “supervivencia del más apto” de la selección natural que ha plagado a la civilización

Un par de días antes de que arrancara el taller, Pigliucci intentó disipar los malentendidos en su blog personal. Pigliucci (2008f) recalcó que la teoría evolutiva no estaba en “crisis” y que la equiparación del taller con Woodstock era desafortunada (además de risible), y lanzó una diatriba en contra de los paladines del Diseño Inteligente que estaban movilizándolo la idea de una SEE de forma *ad hoc* para sus propósitos. Adicionalmente, Pigliucci (2008df) retomó sus argumentos del artículo de *Evolution* sobre la historia de la biología evolutiva en el siglo XX y delineó someramente en qué direcciones una SEE podría complementar los vacíos explicativos de la SM (pero no como una revolución de raíz, sino como el resultado del proceso científico normal de discusión y ampliación de teorías):<sup>65</sup> la inclusión de sistemas no genéticos de herencia y sistemas moleculares de amortiguamiento (‘capacitores’ y facilitadores del cambio evolutivo), el reconocimiento de la asimilación genética *qua* fenómeno evolutivo y el estudio sobre la evolucionabilidad y la acomodación fenotípica (*sensu* West-Eberhard) de los organismos en desarrollo.

Dentro de la nube de atención mediática, el décimo octavo taller Altenberg en Biología Teórica, con el título “Hacia una Síntesis Evolutiva Extendida”, se realizó del 10 al 13 de julio de 2008. El programa tuvo un par de alteraciones temáticas, pero los dieciséis ponentes anunciados presentaron sus charlas (Figura 3): (i) Sección “*Selección y adaptación reformadas*”. John Beatty, ‘Azar, historia y selección natural’; Sergey Gavrilets, ‘Paisajes adaptativos de alta dimensionalidad’; David Sloan Wilson, ‘Selección multinivel, grandes transiciones y evolución humana’; (ii) Sección: “*Nuevas visiones sobre genomas y herencia*”. Gregory Wray, ‘Redes genéticas regulatorias y selección natural’; Michael Purugganan, ‘Epistasis, selección y la síntesis evolutiva en la era de la

---

durante un siglo y medio [...], ahora que el gato está fuera de la bolsa que la selección es política y no ciencia? Que la selección no puede ser medida con exactitud. Que no es el mecanismo de la evolución. Que es una herramienta abstracta y oxidada, sobrante de las expoliaciones imperiales británicas del siglo XIX. [...] [E]ste este libro no es una ratificación de cualquier intento de “injertar” ideas novedosas a la Síntesis Evolutiva Moderna –solo de la decisión de comenzar a resolver el desastre. La verdadera tarea es hacer una teoría donde previamente no existía ninguna. Eso requerirá de lanzar una red amplia para los visionarios que tienen coraje político. Y tomará algo de tiempo. Nuevamente, no olvidemos que la Evolución es una industria en la que los científicos son estrellas mediáticas con libros para promocionar al igual que imágenes. Los A-16 no son una excepción”.

<sup>65</sup> Los presupuestos filosóficos de lo que la biología evolutiva *qua* ciencia y su historia son para Pigliucci, serán discutidos brevemente en el capítulo III, sección III.2.

genómica'; Eva Jablonka, 'El giro epigenético: el desafío de la herencia suave'; John Odling-Smee, 'Construcción de nicho y herencia de nicho'. (iii) Sección: "Nuevos patrones y principios de la evolución fenotípica". David Jablonski, 'Patrón y proceso en la macroevolución'; Massimo Pigliucci, 'La plasticidad fenotípica como un factor causal en la evolución'. Eörs Szathmary, 'Evolución por selección natural en el cerebro'; (iv) Sección "Contribuciones desde Evo-Devo". Gerd Müller, 'La teoría de la innovación epigenética'; Stewart Newman, 'Módulos dinámicos de formación de patrones'; Marc Kirschner, 'Variación facilitada'; Günter Wagner, 'Modularidad, evolucionabilidad y la evolución de la arquitectura genética'. (v) Sección "Características de una Síntesis Extendida". Alan Love, 'La estructura de la teoría evolutiva y el conocimiento biológico'; Werner Callebaut, 'Propiedades y alcance de una síntesis extendida'.<sup>66</sup> El libro que compiló las ponencias *in extenso* saldría de la imprenta hasta 2010 (Pigliucci & Müller, 2010a), con el correlato de las dieciséis presentaciones (Beatty, 2010; Gavrillets, 2010; Wilson, 2010; Wray, 2010; Purugganan, 2010; Jablonka & Lamb, 2010; Odling-Smee, 2010; Fernando & Szathmáry, 2010; Kirschner & Gerhart, 2010; Newman, 2010; Müller, 2010; Jablonski, 2010; Pigliucci, 2010b; Wagner & Draghi, 2010; Love, 2010; Callebaut, 2010), más una introducción crítica de los editores (Pigliucci & Müller, 2010b).

Contra los anuncios iniciales, periodistas de *Nature* y *Science* asistieron al taller, recibidos con beneplácito por el propio Pigliucci, según aseguró una enfurecida Mazur (2008j).<sup>67</sup> El 11 de julio, con el taller desenvolviéndose en esos momentos, Elizabeth Pennisi (2008), corresponsal de *Science*, publicó una breve nota ("Modernizando la Síntesis Moderna"), en donde entrevistó a los participantes de la reunión (y a algunos detractores que no asistieron, como el biólogo evolutivo estadounidense Jerry Coyne),<sup>68</sup> y expuso escuetamente qué perspectivas teóricas serían discutidas durante el taller. En septiembre aparecería una nota en *Nature* escrita por el periodista científico John

---

<sup>66</sup> El programa completo de la reunión está disponible en el siguiente enlace: [https://www.kli.ac.at/webroot/files/file/Workshop%20booklets/18%20AWTB\\_Program%20Abstracts.pdf](https://www.kli.ac.at/webroot/files/file/Workshop%20booklets/18%20AWTB_Program%20Abstracts.pdf).

<sup>67</sup> Al respecto, Müller (comunicación personal) me dijo: "Es difícil decirle que no a un periodista de *Nature*".

<sup>68</sup> "Es una broma [...], no creo que haya nada que necesite ser reparado" (Jerry Coyne *apud* Pennisi, 2008, p. 196). La figura de Coyne también reaparecerá en el análisis sociológico de la SEE (capítulo IV).

Whitfield (2008) con el provocador título “Teoría biológica: ¿evolución posmoderna?” (“Biological theory: *Postmodern evolution?*”; énfasis añadido).



**Figura 3.** Fotografías tomadas durante el taller de discusión en Altenberg (2008). **A.** Foto grupal del décimo cuarto taller Altenberg en Biología Teórica. De izquierda a derecha: Sergey Gavrilets, Stuart Newman, David Sloan Wilson, John Beatty, John Odling-Smee, Michael Purugganan, Greg Wray, David Jablonski, Marc Kirschner, Eörs Szathmary, Günter Wagner, Werner Callebaut, Eva Jablonka, Gerd Müller, Massimo Pigliucci y Alan Love. **B** y **C.** Fotografías capturadas durante el taller, en la biblioteca del KLI. En **C**, el paleobiólogo David Jablonski está impartiendo su ponencia. Todas las fotografías provienen del archivo digital del Instituto Konrad Lorenz.

En su nota, Whitfield (2008) narra que, durante su ponencia, Pigliucci dejó escapar una alusión al “posmodernismo”. Günter Wagner, en su turno de presentar, desplegó una diapositiva con la frase “síntesis posmoderna” a manera de guasa (“tongue-in-cheek”). En respuesta, Pigliucci pidió que se abstuvieran de usar esa expresión para evitar tergiversaciones de lo que la SEE busca conseguir.<sup>69</sup> Pero Whitfield (2008) disiente con Pigliucci: “en el lenguaje diario, es bastante claro qué viene *después de lo moderno*” (p. 281; énfasis añadido); además, afirma que la descentralización de la causalidad (“pasar de una visión genocéntrica de la causalidad en la evolución a una causalidad pluralista y multinivel”) tiene ecos posmodernos en las humanidades (*idem*).<sup>70</sup> Whitfield (2008) proporcionó un recuento balanceado entre las posturas a favor y en contra de las ideas expuestas en el taller de Altenberg, entrevistando tanto a simpatizantes como a detractores, pero se decantó por el escepticismo ante la SEE, que en varias ocasiones tildó de “posmoderna” (p. 284).<sup>71</sup> De nueva cuenta, Mazur (2008k) no estuvo contenta con la nota. La idea de una “síntesis posmoderna” sería retomada por algunos autores en los siguientes años (véase, por ejemplo, Koonin, 2009; Travis, 2011).

Un mes después de la reunión organizada por Pigliucci y Müller, en el KLI tuvo lugar otro taller, en aquella ocasión dedicado a honrar el legado intelectual del biólogo

---

<sup>69</sup> Pigliucci es un declarado opositor de todo lo que él juzga como “posmoderno”. En una pequeña nota publicada en la revista científica *EMBO Reports*, Pigliucci (2009c) asevera que todos los autores posmodernos son “logofóbicos”, al abdicar completamente de la racionalidad y abrazar un relativismo rampante y pernicioso; él explícitamente sitúa en la misma canasta de pensadores “posmodernos/logofóbicos” (a mí parecer de forma absurda y poco honesta) a autores como Michel Foucault, Jacques Derrida, Jean-Francois Lyotard, David Bloor, Richard Rorty y Stanley Fish, a defensores del Diseño Inteligente como William Dembski y Michael Behe, y a ‘gurús’ de la medicina alternativa como Deepak Chopra (p. 1068). Pigliucci asevera que la logofobia es una “enfermedad”, prevenible “antes de la secundaria” con “educación” o tratable en esa etapa con “pensamiento crítico” (*idem*). “Una vez que el sujeto ha pasado la secundaria, se vuelve cada vez más difícil, y en muchos casos esencialmente imposible, proveer una cura [...]. Ocasionalmente, vidas pueden perderse como un resultado directo de la logofobia, especialmente cuando el logofóbico es un político con el poder para empezar una guerra, o una celebridad que impulsa una agenda anti-médica. [...] [L]uchar contra la propagación de la logofobia es una responsabilidad central de los científicos practicantes y de cualquier persona con pensamiento crítico, a pesar de las probabilidades altamente desfavorables de derrotarla” (*idem*).

<sup>70</sup> Whitfield (2008, p. 281) abundó: “[...] es bastante claro que los medios para este fin pluralista se están buscando al mezclar y combinar ideas olvidadas y viejos problemas del pasado de la biología con las últimas técnicas experimentales y analíticas. Aplica ese tipo de bricolaje a la arquitectura y obtendrás la apariencia del estilo de ángulo recto brutalista aquí, columna clásica allá, arremolinado techo de titanio por encima de todo, que normalmente se encasilla, para bien o para mal, como *posmoderno*” (énfasis añadido).

<sup>71</sup> Muchos años más tarde, la SEE sería atacada en ese sentido, al ser concebida como un marco conceptual propalador de “posverdades” (véase Gupta *et al.*, 2017). Consúltese también el capítulo IV de esta tesis.

evolutivo español Pere Alberch, en donde también se discutió explícitamente el tema de la SEE (véase Reiss et al., 2008, p. 356). Los contornos de la SEE serían materia de discusión en diversos foros académicos a partir de ese momento.

A pesar de toda la controversia acaecida, uno de los legados de la reunión de los '16 de Altenberg' "habría de ser la adopción, por parte de un subconjunto de sus participantes, de la frase 'síntesis evolutiva extendida' como identificador de un desiderátum colectivo que tuvo como uno de sus primeros resultados la publicación del volumen *Evolution: The Extended Synthesis* en 2010" (Casanueva-López & Vergara-Silva, 2018, p. 303). ¿Qué pasó en los siguientes años con ese "desiderátum colectivo"?

## **II. 4. Después de Altenberg: la SEE entra al paisaje del evolucionismo contemporáneo**

2009 fue, incuestionablemente, el año en el que la figura de Charles Robert Darwin despuntó en los escaparates científicos. En todo el globo se emprendieron festejos y se prepararon libros y números especiales de revistas en conmemoración de los 150 años de la publicación del "*Origen de las Especies*" y el bicentenario del nacimiento de su afamado autor (véase a una recopilación en <http://darwin-online.org.uk/2009.html>). Todas las discusiones en torno a la SEE de ese año gravitaron, directa o indirectamente, alrededor de la figura de Darwin y su legado intelectual en la biología evolutiva (inscrito, por supuesto, en el imaginario construido por la SM). Lo anterior se hace patente en cómo Pigliucci confeccionó muchos de sus textos (véase, por ejemplo, Pigliucci, 2009c).

Al respecto de las celebraciones y las remembranzas del *año Darwin*, la SEE obtuvo atención en la prensa científica (véase Zimmer, 2009), lo que despertó una violenta reacción del biólogo evolutivo Jerry Coyne (2009):

Ciertamente hemos ido más allá de Darwin en nuestra comprensión del patrón y el proceso de evolución. Pero a mí me irrita la aparición constante de lo que llamo "SGI"- el Síndrome de la Gran Idea. Un evolucionista encuentra un nuevo fenómeno, digamos elementos transponibles, epigenética o "modularidad", y de pronto ese único fenómeno se vuelve la pieza central para afirmar que la teoría evolutiva moderna está madura para una revolución.

Pigliucci (2009d) respondió directamente a Coyne y otros biólogos evolutivos también participaron en el intercambio con una opinión positiva hacia la SEE (véase, por ejemplo, Gregory, 2009; véase también Nespolo, 2010; Pérez et al., 2010). Tras la conclusión del taller, Pigliucci había escrito una pieza crítica sobre el papel de la genética de poblaciones en la teoría evolutiva y argumentó, con nuevos bríos, acerca de la necesidad de contar con una SEE (véase Pigliucci, 2008e; Pigliucci, 2009a).<sup>72</sup> A partir de 2009, Pigliucci se mudaría de Stony Brook a otra sede académica, la Universidad de la Ciudad de Nueva York, con una plaza de filosofía.

La SEE se volvería, entonces, un tema de discusión en diversos frentes (no todos conectados entre sí). Continuaron las reflexiones acerca de los confines de este marco conceptual y sus componentes, verbigracia la ‘evolucionabilidad’ (véase Draghi & Wagner, 2009), la plasticidad y los efectos maternos (Russell & Lummaa, 2009), la contribución de la plasticidad fenotípica en la diversificación y la especiación (Pfennig et al., 2010), el papel de la plasticidad en una teoría ‘unificadora’ de la evolución (Whitman & Agrawal, 2009, p. 29) o la consideración de las consecuencias evolutivas del ubicuo transporte horizontal de genes (Boto, 2010). El marco incipiente de la SEE comenzaría a ser usado para interpretar nuevos casos empíricos (véase *p.ej.* Maze, 2009) y en la discusión de modelos computacionales (Dees & Baha, 2010, p. 1).

También en el ámbito filosófico se libraron las primeras discusiones con la SEE como diana de análisis. Se problematizó el significado de “teoría” que solía esgrimirse con relación a la polémica de la SEE, en contraste con otras teorías biológicas (Laubichler & Callebaut, 2010). El tema de qué valores epistémicos deberían primar en la elección de los organismos modelo para la investigación enmarcada en la SEE fue discutido en Love (2009, p. 39). Este filósofo arguyó que, más que “el desarrollo” *sensu lato*, lo que fue excluido de la SM fue la investigación embriológica en invertebrados marinos (y los problemas conceptuales acompañantes que atañen a la evolucionabilidad

---

<sup>72</sup> Mazur, por su parte, no interrumpió su cobertura de la SEE. Publicó una entrevista con Stuart Newman (Mazur, 2008l); además, afirmó que la continuación directa de la reunión de los ‘16 de Altenberg’ sería un simposio en conmemoración del nacimiento del embriólogo afroamericano Ernest Everett Just organizado por Newman y Müller en la Universidad Howard en los Estados Unidos (Mazur, 2008m); y escribió una pieza crítica en contra de Pigliucci, acusándolo de ser “flamboyante” y un “*ongeblossen*”, expresión en yiddish que semánticamente podría traducirse como ‘fanfarrón narcisista’ (Mazur, 2008n).

y las novedades evolutivas); en ese sentido, la SEE debería (re)integrarla a su agenda siguiendo los valores epistémicos de ‘generalidad teórica’ y ‘completitud explicativa’ (Love, 2009). La integración del desarrollo y la evolución (*vis-à-vis* la imposibilidad de lograr una verdadera síntesis, como Amundson, 2005 sugiere), y el papel que las predicciones tienen que jugar en una SEE, fueron puntos examinados en Wagner (2010). Adicionalmente, se discutieron de forma superficial las posibles fuentes históricas (de corto y largo aliento) de las que abreva la SEE (véase Callebaut, 2009; De Block & Du Laing, 2009; Schoch, 2010; éste será uno de los temas centrales del capítulo V).

En marzo de 2010 saldría a la venta el libro derivado del taller en Altenberg (véase Pigliucci & Müller, 2010a). El libro pronto sería reseñado por diversos académicos, con distintos matices y énfasis (*v.gr.* Travis, 2011; Wade, 2011; Witteveen, 2011; Reiss, 2012; Handschuh & Mitteroecker, 2012). Entre las reseñas negativas, destaca la del biólogo evolutivo Douglas Futuyma, que considera que ninguno de los temas discutidos en Pigliucci & Müller (2010a), por separado o en conjunto, abona a la construcción de una verdadera SEE; para Futuyma, todos los fenómenos resaltados por los ‘16 de Altenberg’, o son exageraciones, o son perfectamente interpretables bajo el paraguas teórico de la SM (véase Futuyma, 2011; para otra voz crítica en contra de la SEE que publicó durante esa coyuntura, véase Vellend, 2010, pp. 184, 202). La aparición de los dieciséis ensayos que conforman Pigliucci & Müller (2010a) se vio acompañada por la reedición del libro de Julian Huxley “*Evolution: The Modern Synthesis*” en la prensa del MIT (Huxley, 2010), con un nuevo prólogo crítico de Pigliucci y Müller, en donde trazaron paralelismos entre la SM y la SEE:

La idea de una nueva Síntesis Evolutiva Extendida que proponemos en el volumen acompañante [a esta reedición] es tan controversial hoy como la idea de la Síntesis Moderna era en el tiempo de Huxley. Así como él tuvo que despejar el aire del lamarckismo y la ortogénesis, nosotros estamos en el proceso de limitar el genocentrismo que ha dominado en la biología desde la revolución molecular de la segunda mitad del siglo veinte. De la misma manera que Huxley escribió desde una perspectiva pluralista sobre conceptos de especie y mecanismos de especiación, nosotros estamos proponiendo una visión compleja que incluye la legitimidad de múltiples niveles de selección (del gen a la especie), al igual que la existencia de mecanismos que crean complejidad autoorganizada además de la selección natural. A su debido tiempo también esperamos que algunas de las nuevas ideas sean descartadas o modificadas

significativamente, de forma análoga a lo que ocurrió con muchas de las propuestas discutidas en el libro de referencia de Huxley (Pigliucci & Müller, 2010c, p. 7).

Por otra parte, en la introducción del volumen dedicado a la SEE, Pigliucci & Müller (2010b) desbrozaron en qué clase de esfuerzo explicativo este marco conceptual buscaba insertarse:

[...] la mayor parte de los nuevos trabajos se refiere a problemas de la evolución que habían sido dejados de lado en la SM [...], como los mecanismos específicos responsables por cambios mayúsculos de la forma orgánica, el rol de la plasticidad y de los factores ambientales, o la importancia de los modos epigenéticos de herencia. *Este cambio de énfasis de la correlación estadística a la causalidad mecanística* posiblemente representa el cambio más crítico en la teoría evolutiva actual. (Pigliucci & Müller, 2010b, p. 12; cursivas añadidas).

Asimismo, los autores aseguraron que una SEE permite explorar nuevos *explananda* relacionados con fenómenos evolutivos: “El cambio en curso de un recuento de dinámicas poblacionales a una teoría causal-mecanística de la evolución fenotípica conlleva una *capacidad explicativa significativamente expandida* para la teoría evolutiva. *Se ha vuelto posible investigar fenómenos de la evolución que eran intratables para la SM*” (*Idem*; énfasis añadidos).<sup>73</sup> Este sería un argumento crucial que muchos simpatizantes de la SEE esgrimirían en el futuro: “sin un entendimiento más completo de los complejos sistemas en desarrollo, somos incapaces de abordar cómo se originan los fenotipos complejos y hasta qué punto los sistemas ontogenéticos existentes pueden sesgar, facilitar o constreñir el espacio fenotípico” (Helanterä 2011, p. 939). Para solventar esos escollos, Pigliucci & Müller (2010b, p. 14) arguyeron que la SEE debería sobreponerse a ciertas restricciones de la teoría estándar: los compromisos estrictos al gradualismo, el

---

<sup>73</sup> La cita completa es la siguiente: “El viraje en curso de un recuento poblacional-dinámico a una teoría causal-mecanística de la evolución fenotípica trae consigo una capacidad explicativa significativamente expandida a la teoría evolutiva. Se ha hecho posible abordar fenómenos de la evolución que la SM no podía tratar, y plantearlos como preguntas de “cómo” [“how questions”], por ejemplo, ¿cómo se originaron los planes corporales?, ¿cómo surgieron las homoplasias?, ¿cómo evolucionaron las novedades?, ¿cómo los organismos cambian sus fenotipos en respuesta a diferentes ambientes? Mientras que en la teoría clásica los rasgos utilizados para los estudios cuantitativos se tomaban como dados, las explicaciones extendidas pueden abordar las condiciones de generación, fijación y variación de los rasgos. Esto es, la teoría evolutiva ya no se limita a la explicación del aumento de la frecuencia y el mantenimiento de variantes favorables, sino que también se convierte en *una teoría de las condiciones mecanísticas del origen y la innovación de los rasgos*” (Pigliucci and Müller 2010b, pp. 12-13; énfasis añadido).

externalismo y el genocentrismo. Contar con explicaciones mecanísticas sobre la forma orgánica, tanto de la morfogénesis durante la ontogenia como de las transformaciones evolutivas a lo largo del tiempo, que la SM no podía proveer, sería la principal motivación de muchos biólogos para impulsar el proyecto de una SEE (véase Newman, 2011, p. 348).

Una hebra discursiva de muchas publicaciones posteriores abonaría a la aparente incompatibilidad (o incluso a la flagrante oposición) entre la SEE y el marco genético-poblacional de la SM (v.gr. Dressino, 2010; Noble, 2011), muchas veces enmarcando la controversia en el eje dicotómico ‘internalismo-externalismo’ para entender la evolución de la forma orgánica (véase Linde-Medina, 2010a; Dressino, 2011; Fontdevila, 2011, capítulo 5; Andrade, 2015).<sup>74</sup>

En los próximos años (de 2010 a 2014 aproximadamente), dos serían los debates teórico-epistémicos centrales alrededor de la SEE: (1) si la existencia de sistemas de herencia no genética desafía a la estructura teórica de la SM y de qué forma(s) (véase una contextualización de ese debate en Jablonka & Lamb, 2008; véase también Badyaev & Uller, 2009); y (2) cuál es papel que Evo-Devo debe jugar en la configuración de una SEE.

El primer debate continuó la polémica sobre herencia extragenética desatada con la publicación de Jablonka & Lamb (2005; con antecedentes importantes en Boyd & Richerson, 1985; Jablonka & Lamb, 1995; Oyama et al., 2001; Odling-Smee et al., 2003; Weber & Depew, 2003, entre otros), y la miríada de reacciones que suscitaron sus propuestas sobre los cuatro canales hereditarios: el genético, el epigenético, el cultural y el simbólico (véase Jablonka & Lamb, 2007a; 2007b; 2008). Por ejemplo, Helanterä & Uller (2010) discutieron la adecuación de la clasificación de Jablonka y Lamb a la luz de una SEE, y ponderaron si la ecuación de Price es generalizable para acomodar sistemas no-genéticos de herencia (véase también Danchin & Wagner, 2010). En el debate se suscitaron argumentos a favor de repensar la estructura de la teoría evolutiva clásica al incluir canales hereditarios no genéticos (v.gr. Danchin et al., 2011; Schrey et al., 2012; Mesoudi et al., 2013), y, en una dirección diametralmente opuesta, se resaltaron fuertes

---

<sup>74</sup> Regresaremos a este punto en el análisis filosófico del capítulo III, subsección III. 1. 3.

críticas alrededor de una supuesta confusión entre ‘causas próximas’ y ‘causas últimas’ (Dickins & Rahman, 2012; Dickins & Barton, 2013), la famosa distinción instaurada por Mayr (1961). El tema de la causalidad en la SEE será uno de los puntos centrales en el análisis filosófico que será articulado en el próximo capítulo.

En términos del segundo debate, el papel de Evo-Devo *qua* disciplina científica clave para erigir una SEE ha sido un asunto al que se le han destinado ríos de tinta, con opiniones y posturas contrapuestas (véase Carroll, 2008; Craig, 2010; Linde-Medina 2010b; Laubichler 2010; Minelli 2010; Reydon, 2011; Moczek, 2012; Nuño de la Rosa 2013; Lamm 2014; Müller, 2014). El papel de Evo-Devo en la SEE será abordado en el capítulo III, según el tratamiento que nuestro grupo de investigación ha hecho del asunto (véase Fábregas-Tejeda & Vergara-Silva, 2018a, disponible en el apartado de Anexos).

La narración de los siguientes años del debate en torno a la SEE (de 2013 a 2019) estará entreverada con los análisis filosóficos (capítulo III) y sociológicos (capítulo IV) de esta tesis, para finalizar el *corpus* del manuscrito con algunas exploraciones de las raíces históricas profundas de las ideas de este marco conceptual (capítulo V). En el próximo capítulo, antes de comenzar el análisis filosófico de la SEE será necesario introducir un debate frontal que se presentó en las páginas de la revista británica *Nature* en 2014 (véase Laland et al., 2014 vs. Wray et al., 2014), la participación de nuevos científicos en el debate (que relegaron el protagonismo de Müller y Pigliucci), y la elaboración más completa de los supuestos, las predicciones y la ‘estructura’ de la SEE (Laland et al., 2015). Después de 2014, la SEE se consolidaría, con el apoyo financiero de diversas instituciones y la articulación de proyectos interdisciplinarios entre diversas universidades del mundo, como un sólido movimiento de renovación en el evolucionismo contemporáneo.

En este capítulo reconstruí de forma preliminar la historia reciente de la SEE, siguiendo este ensamblaje teórico-social primero como ‘etiqueta teórica’ en los textos de Massimo Pigliucci y Gerd B. Müller, y, posteriormente, como un incipiente movimiento de renovación en el evolucionismo que enarbola explícitamente ese nombre. Específicamente (sección II. 1), mostré que, a lo largo de la obra de Massimo

Pigliucci (previa a la publicación del famoso artículo de 2007 en la revista *Evolution*), es posible encontrar múltiples instancias de llamados a ‘extender’ la SM, guiadas por un ideal epistémico subyacente: la búsqueda de síntesis de conocimiento biológico. Por otra parte, en la obra de Gerd Müller también permea el lenguaje de las “síntesis”; particularmente, una “síntesis” entre evolución y desarrollo es invocada para explicar el surgimiento y las transformaciones de la forma orgánica durante la ontogenia (sección II. 2). Narré los pormenores de un evento importante en la historia reciente de la SEE, el taller Altenberg en Biología Teórica organizado en el KLI a través de los esfuerzos concertados de Pigliucci y Müller, y la polémica que se suscitó en torno a éste por mediación de la extravagante reportera Suzan Mazur (sección II. 3). Fue a partir de esta polémica que la SEE comenzó a cobrar notoriedad en diversos foros de la biología evolutiva (con opiniones a favor y diatribas en contra). En los siguientes años (sección II. 4), comenzaron algunos debates conceptuales y filosóficos enfocados a entender los contornos de la SEE (como el rol de la herencia extra-genética o el papel que Evo-Devo debe jugar en la configuración de una síntesis extendida). Es a los debates filosóficos a los que tornaré mi atención en lo que sigue.

# CAPÍTULO III.

## Algunas dimensiones filosóficas del debate en torno a la SEE

### *III. o. Un debate dislocado de la ‘tensión esencial’*

En una conferencia ante la Universidad de Utah en 1959, presentando los esbozos de “un proyecto no terminado aún”,<sup>75</sup> el joven Thomas Kuhn (1982 [1977], p. 250) afirmó:

[...] sólo las investigaciones cimentadas firmemente en la tradición científica contemporánea tienen la probabilidad de romper esa tradición y dar lugar a otra nueva. *Ésta es la razón de que hable yo de una ‘tensión esencial’ implícita en la investigación científica.* Para hacer su trabajo, el científico debe adquirir toda una variedad de compromisos intelectuales y prácticas. Sin embargo, su aspiración a la fama, en caso de que tenga el talento y la buena suerte para ganarla, puede estar fundada en su capacidad para abandonar esa red de compromisos a favor de otros que él mismo invente. Muy a menudo, *el científico que logra el éxito debe mostrar, simultáneamente, las características del tradicionalista y las del iconoclasta.* Estrictamente hablando, es el grupo profesional, y no el científico individual, el que debe mostrar simultáneamente estas características (énfasis añadido).

Al respecto de las incipientes discusiones en torno a la SEE, Werner Callebaut (2013) se pronunció diciendo que hacía falta la “perspectiva dialéctica” de Kuhn; de acuerdo con el filósofo alemán, en los últimos años, los adalides del proyecto de una SEE se habían mostrado demasiado iconoclastas y, por su parte, los defensores a ultranza de la SM eran demasiado tradicionalistas. La “tensión esencial” estaba ausente del debate y sólo se izaban esporádicos enfrentamientos frontales, por ejemplo, en relación con el papel reformador de Evo-Devo en las explicaciones evolucionistas (Hoekstra & Coyne, 2007; Craig, 2009), o sobre la utilidad de mantener la dicotomía fundacional del pensamiento causal en la biología evolutiva del siglo XX, las causas próximas y las causas últimas de Ernst Mayr (Laland et al., 2011; Dickins & Rahman, 2012, Mesoudi et al., 2013; sobre los anclajes históricos de esta distinción, véase Beatty, 1994).

Menciono ese diagnóstico de Callebaut porque su texto es sintomático de cómo la yuxtaposición entre la SEE y la SM, o dicho con mayor precisión para los propósitos

---

<sup>75</sup> Kuhn se refería a su libro “*La estructura de las revoluciones científicas*”, que vería la luz en la imprenta tres años más tarde, en 1962, bajo el auspicio de la ‘*Enciclopedia Internacional de la Ciencia Unificada*’.

de este capítulo, la TEE,<sup>76</sup> estaba comenzando a ser presentada discursivamente como un debate. Asimismo, las primeras perspectivas filosóficas que buscaban abordar esta disputa lo hacían desde los modelos clásicos de cambio teórico que se habían popularizado en el canon de la filosofía de la ciencia anglosajona (véase sección III. 2).

Como vimos en el capítulo precedente, en blogs de opinión y en artículos académicos, los defensores de la TEE respondieron a los llamados de renovación teórica de la SEE con escepticismo y los tacharon de grandilocuentes e infundados. Estas desavenencias desembocaron en un episodio muy sonado para la historia reciente de la SEE. En 2014 apareció un artículo *sui generis* en la prestigiosa revista británica *Nature*: dos cohortes de científicos, cada uno alineado en sendas columnas contrapuestas, ofrecían sus argumentos y razones para responder a la pregunta: “¿La teoría evolutiva necesita repensarse?” (“Does evolutionary theory need a rethink?”). El bando que propugna por una SEE respondió “Sí, urgentemente”, mientras que la cohorte de los partidarios de la TEE aseveró “No, todo está bien” (véase Laland *et al.*, 2014 vs. Wray *et al.*, 2014; Figura 4).

Capitaneando la facción reformista estaba el etólogo evolutivo Kevin Laland (Universidad de St. Andrews, Escocia), que a partir de esa publicación se convertiría en la nueva cabeza pública de la SEE;<sup>77</sup> también firmaban el biólogo evolutivo Tobias Uller (Universidad de Lund, Suecia), el genetista de poblaciones y biólogo teórico Marcus Feldman (Universidad de Stanford, EUA), el filósofo de la biología Kim Sterelny (Universidad Nacional Australiana), el ya aludido Gerd B. Müller (véase capítulo II,

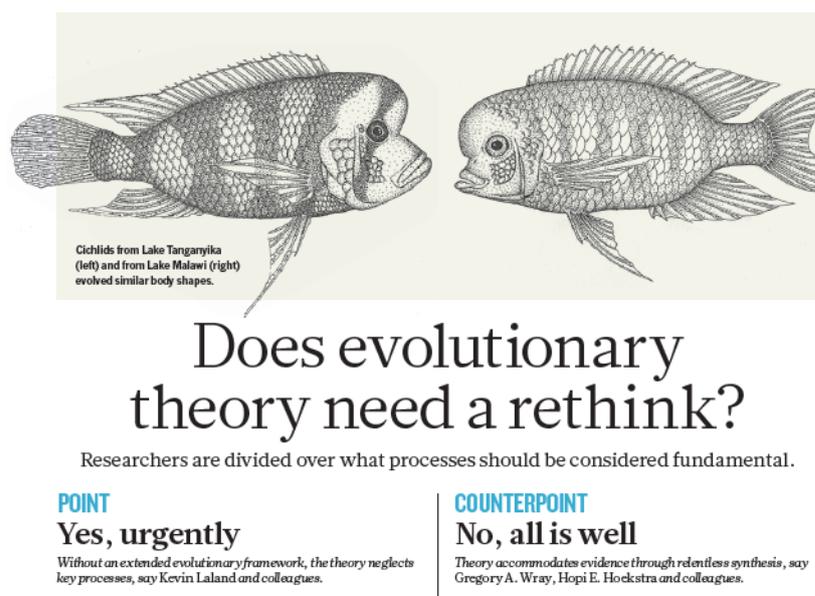
---

<sup>76</sup> Esta distinción es importante. En la historia temprana de la SEE, la oposición discursiva estaba volcada contra la SM y sus presupuestos teóricos herméticos; pero la SM no ha permanecido estática. Los proponentes de la SEE argumentan que, a pesar de que la SM ha podido incorporar y enriquecerse con nuevos hallazgos empíricos y contribuciones teóricas (constituyéndose como la actualizada TEE), muchos otros elementos, que se refieren a procesos evolutivos legítimos, se han visto invisibilizados e incluso desdeñados (véase Laland *et al.*, 2015): por ejemplo, el papel que juega el desarrollo embrionario y la modificación de las trayectorias ontogenéticas como fuente y constreñimiento de la variación fenotípica, o el rol activo que juegan los organismos modificando su entorno y, con ello, alterando las presiones selectivas que inciden sobre ellos y otras especies.

<sup>77</sup> El compromiso activo de Massimo Pigliucci con el movimiento de la SEE menguaría considerablemente a partir de 2012. Con su nombramiento en la cátedra ‘Kaikhosrov D. Irani’ de Filosofía en la Universidad de Nueva York y un nuevo interés profesional en la filosofía antigua, particularmente abocado a renovar al estoicismo como filosofía de vida para enfrentar las vicisitudes y las coyunturas del mundo contemporáneo (véase, por ejemplo, Pigliucci, 2012a; Pigliucci, 2017a), Pigliucci dejaría de publicar sobre la SEE (a excepción de Pigliucci, 2012b; 2013; Pigliucci & Finkelman, 2014; Pigliucci, 2017b). El papel protagonista que había jugado Pigliucci al frente de la SEE se quedaría en manos de Kevin Laland desde 2014.

sección II. 2), el biólogo evolutivo del desarrollo Armin Moczek (Universidad de Indiana Bloomington, EUA), Eva Jablonka y John Odling-Smee (estos dos últimos, además de Müller, miembros de los ‘16 de Altenberg’). El hecho de que hubiera sólo unos cuantos de entre los firmantes del “Sí, urgentemente” y los ‘16 de Altenberg’ nos habla de que el movimiento de la SEE había adquirido numerosos seguidores en los años subsecuentes al taller del KLI. Dicho recambio de miembros sería importante para darle nuevos alientos al debate.

Del otro lado del artículo de *Nature* (Figura 4), detrás del alegato a favor de la suficiencia de la TEE, los autores de correspondencia fueron el evo-devoista Gregory A. Wray (Universidad de Duke, EUA; uno de los ‘16 de Altenberg’ pero crítico de la idea de una SEE) y la genetista evolutiva Hopi E. Hoekstra (Universidad de Harvard, EUA); entre los otros firmantes estaban el famoso biólogo evolutivo Douglas J. Futuyma (Universidad Estatal de Nueva York en Stony Brook), el biólogo evolutivo experimental Richard E. Lenski (Universidad Estatal de Michigan, EUA), la genetista cuantitativa Trudy F. C. Mackay (Universidad Estatal de Carolina del Norte, EUA), el biólogo evolutivo Dolph Schluter (Universidad de Columbia Británica, Canadá) y la bióloga evolutiva Joan E. Strassmann (Universidad Washington en San Luis, EUA).<sup>78</sup>



**Figura 4.** Frontispicio de la pieza intitulada “Does evolutionary theory need a rethink?” de la revista *Nature*. Imagen capturada de Laland et al. (2014; p. 161).

<sup>78</sup> Resalta que la mayoría de los opositores de la SEE provenga de los Estados Unidos de América. Este aspecto de la polémica será abordado brevemente en el capítulo IV.

Como apuntaron Casanueva-López & Vergara-Silva (2018, p. 301):

Con la intención de fijar ideas, el citado debate en *Nature* puede ser esquematizado sobre un solo eje de variación teórico-conceptual. Desde el polo ‘conservador’, Wray *et al.* señalaron fundamentalmente que la teoría evolucionista actualmente dominante tiene una (robusta) ‘capacidad de reajuste’ ante nuevas evidencias, y que se caracteriza por una ‘creatividad y crecimiento constante’ en términos de la generación de modelos y enfoques adicionales, dentro de los límites conceptuales propios de la ‘síntesis moderna’ original.

En el otro extremo, los proponentes de la SEE manifestaron que la perspectiva estrecha y genocéntrica de la TEE (que encumbra a la selección natural como la fuerza evolutiva por antonomasia y a la genética de poblaciones como el enfoque analítico-explicativo más importante, y se acompaña de supuestos auxiliares herméticos como el gradualismo filético, el extrapolacionismo *tout court* de los procesos microevolutivos para dar cuenta de los patrones macroevolutivos, una visión lineal de la relación entre genotipos-fenotipos y un exiguo reconocimiento de la relevancia causal de los procesos ontogenéticos en la evolución biológica), no es capaz de capturar “[...] toda la gama de procesos que dirigen la evolución. Entre las piezas ausentes se incluye cómo el desarrollo influencia la generación de variación (sesgos ontogenéticos); cómo el entorno moldea directamente los rasgos de los organismos (plasticidad); y cómo los organismos transmiten más que genes de una generación a otra (herencia extragenética)” (Laland *et al.*, 2014, p. 162). La SEE enfatiza el rol detentado por los procesos constructivos en el desarrollo y la evolución (entre ellos, la construcción de nicho y la acomodación fenotípica), una concepción inclusiva de herencia transgeneracional que engloba varias formas de variación no genética (*v.gr.* herencia ecológica, herencia epigenética, herencia cultural), la existencia de tasas variables de cambio evolutivo, representaciones recíprocas de la causalidad, y se posiciona como una perspectiva teórica centrada en el *organismo* (Laland *et al.*, 2015). En 2015, después de la pieza de *Nature*, Laland y colaboradores presentaron la exposición más detallada y explícita de los supuestos, las predicciones y la ‘estructura’ de la SEE (véase Laland *et al.*, 2015).

Con estos dos artículos de fondo (Laland *et al.*, 2014; 2015), discurriré sobre algunas dimensiones filosóficas de este debate, sin pretender agotarlas a cabalidad.

Concretamente, en este capítulo analizaré algunos aspectos de la divergencia entre la SEE y la TEE (sección III. 1); cuestionaré si los modelos canónicos de cambio teórico de la filosofía de la ciencia son adecuados para aprehender el cambio en curso (sección III. 2); analizaré el problema de la (pretendida) ‘estructura’ de la SEE (*sensu* Laland *et al.*, 2015) y las ‘metas epistémicas’ de este marco conceptual, y haré una contribución original al respecto de cómo conceptualizar a la SEE (sección III. 3); examinaré el tipo de integración explicativa que se está dando en el interior de la SEE (sección III. 4) y, como estudio de caso, discutiré qué papel está jugando Evo-Devo en la configuración de este marco conceptual (subsección III. 3. 2). Algunas secciones de este capítulo se alimentan de (pero no son equivalente a) dos publicaciones previas (véase el apartado de Anexos de esta tesis):

*Sección III. 1*

Fábregas-Tejeda, A., & Vergara-Silva, F. (2018b). Hierarchy Theory of Evolution and the Extended Evolutionary Synthesis: Some Epistemic Bridges, Some Conceptual Rifts. *Evolutionary Biology*, 45, 127–139.

*Secciones III. 2, III.3 y III. 4*

Fábregas-Tejeda, A., & Vergara-Silva, F. (2018a). The emerging structure of the Extended Evolutionary Synthesis: where does Evo-Devo fit in? *Theory in Biosciences*, 137, 169–184.

Por otra parte, la interesante historia detrás del artículo de *Nature* y la contrastación discursiva de las dos posturas serán abordadas en el capítulo IV, pues es necesario incluir un lente sociológico en conjunto con uno epistémico.

### **III. 1. Las divergencias epistémicas entre la SEE y la TEE**

En esta sección, las discusiones filosóficas se verán apuntaladas metodológicamente por el ‘análisis conceptual’, uno de los más antiguos métodos de pesquisa filosófica. Particularmente en el filosofía de la ciencia, el análisis conceptual se torna una metaevaluación crítica de los conceptos esgrimidos por los científicos, de su relevancia

y su poder explicativo, y de cómo se utilizan en las prácticas concretas dentro de ciertos campos de investigación (véase Waters, 2004).<sup>79</sup>

Los proponentes de la SEE denuncian que los principios teóricos de la SM permanecen (casi) incólumes en la TEE, la versión contemporánea de la teoría que ha continuado con su legado, pese a que se han incorporado avances empíricos, tecnológicos y conceptuales (Laland et al., 2014; 2015). De acuerdo con la reconstrucción que hace el biólogo evolutivo Douglas Futuyma (2015; 2017), partidario de la TEE, dichos principios son:

- I. Todas las explicaciones evolutivas requieren del estudio *sine qua non* de poblaciones.
- II. Las poblaciones contienen copiosa variación genética que sobreviene, aleatoria e infrecuentemente, por procesos de mutación y recombinación.
- III. Las poblaciones evolucionan con el cambio intergeneracional de sus frecuencias alélicas, mediante selección natural, deriva génica, flujo génico y mutación.
- IV. Las variantes genéticas producen ‘pequeños’ efectos en los fenotipos. La variación fenotípica resultante es gradual y continua.
- V. La transmisión de la variación sobre la que puede actuar la selección natural se da exclusivamente por la herencia de material genético (*i.e.* ADN).
- VI. Nuevas especies surgen por la prevención del flujo génico entre poblaciones (aislamiento reproductivo).
- VII. Las diferencias fenotípicas que distinguen a los rangos taxonómicos supra-específicos son el resultado de la acumulación progresiva de variación genética (extrapolación de los procesos microevolutivos para dar cuenta de los patrones de la macroevolución).
- VIII. La selección natural representa el único factor direccional en la evolución y explica cabalmente el cambio adaptativo. La selección natural, aunque no la única, es la fuerza evolutiva más importante.

Una aserción reciente de un grupo de genetistas de poblaciones que se oponen a la SEE es representativa de qué se considera valioso dentro de la TEE: “el cambio en las frecuencias alélicas causado por la selección natural es el único proceso creíble que subyace en la evolución de rasgos orgánicos adaptativos” (Charlesworth et al., 2017,

---

<sup>79</sup> Algunos ejemplos de ‘análisis conceptual’ en la filosofía de la biología los constituyen las investigaciones sobre la naturaleza de la selección (véase, por ejemplo, Sober, 1984; Matthen & Ariew, 2002; Millstein, 2002), la delimitación de los conceptos de ‘especie’, o, más recientemente, discusiones sobre el concepto de ‘holobionte’ y los replanteamientos que supone para la noción de ‘individualidad biológica’ prestar atención a las comunidades de microorganismos que habitan dentro de cada organismo multicelular y co-participan causalmente en la ontogenia de éstos (véase Skillings, 2016).

p. 10). En contraste, como señalé anteriormente, para los defensores de la SEE, la perspectiva estrecha y genocéntrica de la TEE, no es capaz de capturar “[...] toda la gama de procesos que dirigen la evolución” (Laland et al., 2014, p. 162). Además de considerar ciertos elementos de la TEE (como la selección natural y las fuerzas evolutivas que actúan en el nivel de las poblaciones), la SEE busca incorporar a su andamiaje teórico-conceptual elementos del estudio de la plasticidad fenotípica, la biología evolutiva del desarrollo, la teoría de construcción de nicho, y una visión de herencia inclusiva en donde no sólo se acepte la transmisión transgeneracional de material genético (Laland et al., 2015). Revisemos los pretendidos pilares conceptuales de la SEE (sin problematizar, por el momento, si pertenecen o no a categorías equivalentes o comparables).

### *III. 1.1. Los pilares conceptuales de la SEE: plasticidad fenotípica, Evo-Devo, teoría de construcción de nicho y herencia inclusiva*

En esta subsección serán abordados los cuatro pilares del marco conceptual defendido por Laland et al. (2014; 2015). Comencemos por el estudio de la plasticidad fenotípica. Por plasticidad fenotípica se entiende la capacidad que tienen los sistemas biológicos (con un genotipo invariante) de alterar sus trayectorias ontogenéticas y, por tanto, los fenotipos resultantes, en respuesta a diferentes condiciones/estímulos ambientales (Pigliucci et al., 2006). En ese sentido, un genotipo no determina unívocamente un fenotipo con independencia de las variables ambientales. Un ejemplo archicitado es el caso de la pulga de mar *Daphnia longicephala*, un crustáceo que, sólo en respuesta a la presencia de sus depredadores (hemípteros del género *Notonecta*), desarrolla crestas protectoras y espinas en la región posterior de su cuerpo. Otros ejemplos de plasticidad en los metazoarios los encontramos en los polifenismos estacionales de algunas mariposas, en los cambios en la textura y el color del pelaje del lobo del ártico (*Vulpes lagopus*) de acuerdo con la época del año, o en la formación de castas en los grupos de himenópteros, como las hormigas (véase Moczek et al., 2011, p. 2706). En las plantas también hay innumerables casos de plasticidad fenotípica; por ejemplo, la morfología de las hojas de *Ranunculus aquatilis* depende de su entorno: las hojas sumergidas están ramificadas y son filiformes, mientras que las que se mantienen a flote adquieren un margen

lobulado. Por otro lado, plantas anuales del género *Polygonum*, aún si provienen de líneas clonales idénticas genéticamente, producen hojas anchas y delgadas cuando crecen bajo la sombra de la canopia o en condiciones de laboratorio que la simulan, y tienen hojas más estrechas, pero con gruesa cutícula y grueso mesófilo, cuando crecen bajo un alto régimen de insolación (véase Sultan, 2007).

La importancia de la plasticidad no sólo estriba en que los organismos puedan contender con los desafíos ambientales durante los devenires de sus ontogenias. Esta capacidad de los organismos en desarrollo puede constituir un primer paso en la emergencia de innovaciones fenotípicas mediante procesos de ‘asimilación genética’. Después de cierto número de generaciones, los fenotipos plásticos pueden comenzar a reconstruirse de manera desligada a las contingencias del ambiente; es decir, su producción se “canaliza”, para usar un término del embriólogo británico Conrad Hal Waddington, al adquirir una base genética (Waddington, 1942; 1953; 1956a). En ese sentido, como lo ha estudiado Mary Jane West-Eberhard (2003), los genes pueden ser los “seguidores”, y no necesariamente los iniciadores, en la evolución fenotípica. La SEE aboga por una visión en la que, en la mayoría de las ocasiones (contraviniendo las expectativas de la TEE), la plasticidad precede al cambio genético (la así llamada ‘*plasticity-first view of evolution*’) y no concede que estos procesos detrás de muchos cambios fenotípicos sean una mera curiosidad de laboratorio (como arguyen Wray et al., 2014). Fuera de las asépticas paredes de los institutos de investigación, cada vez hay más reportes de casos de asimilación genética en las poblaciones ‘naturales’ (véase Sultan, 2015; Ehrenreich & Pfennig, 2015; Levis et al., 2018). Además de promover el surgimiento de nuevas variantes morfológicas, la plasticidad permite una rápida divergencia entre poblaciones y se ha relacionado con la especiación; en algunos casos, la plasticidad tiene la facultad de revelar variación genética previamente oculta a la selección natural, conocida como ‘variación críptica’ (véase Schlichting & Wund, 2014).

El segundo componente conceptual de la SEE, según Laland et al. (2015), es la biología evolutiva del desarrollo (Evo-Devo), una disciplina que investiga, por una parte, la evolución del desarrollo embrionario, los ciclos de vida y las maquinarias genético-moleculares involucradas causalmente en la morfogénesis (evo-devo en minúsculas), y,

por otra, indaga cómo la historia filogenética, las propiedades, las dinámicas y los principios organizacionales de los sistemas en desarrollo inciden en (y sesgan los) patrones de evolución fenotípica (la corriente ‘devo-evo’; véase Müller, 2007a; 2007b). En Evo-Devo se estudia la evolución de las redes genéticas regulatorias, la constitución modular de los organismos a partir de unidades que pueden evolucionar cuasi-independientemente unas de otras, y también se investigan las propiedades variacionales de los sistemas ontogenéticos como lo son la evolucionabilidad, la variación facilitada y los constreñimientos o sesgos en la producción de variación fenotípica, entre otras cosas (véase Wagner, 2015; un análisis detallado de Evo-Devo y su relación con la SEE se presentará en la subsección III. 4. 1 de este capítulo).

Especialmente importante para la SEE es la noción de ‘sesgos ontogenéticos’ proveniente de la biología evolutiva del desarrollo. Como señala el filósofo Gustavo Caponi (2008, p. 136): “Lo evolutivamente posible sólo puede ser un recorte de lo ontogenéticamente permitido y por eso la secuencia y el *margen de maniobra* de los fenómenos evolutivos debe someterse a los constreñimientos y a los direccionamientos que le imponen los requerimientos organizacionales de la ontogenia” (énfasis en el original). Desde esta perspectiva, la variación fenotípica no se presenta de forma isotrópica mediante cambios genéticos aleatorios (una expectativa fundamental de la TEE), pues se favorecen ciertos cambios a través de rutas ontogenéticas específicas y se proscriben otros (Casanueva-López & Vergara-Silva, 2018, p. 313).

El matiz *negativo* del concepto de sesgo ontogenético se refiere a la reducción de formas posibles y funcionales (i.e. a las trayectorias accesibles del morfoespacio de un sistema en desarrollo) que pueden ser presentadas como variantes a la selección natural; en cambio, investido de una connotación explicativa positiva que es favorecida dentro de la SEE, el concepto refleja sesgos que se dan sobre las direcciones evolutivas de la forma orgánica, al impulsarla (con mayor probabilidad) por canales particulares y definidos de desarrollo (para una discusión al respecto, véase Martínez & Andrade, 2014).<sup>80</sup> Otrosí, numerosos autores propugnan por anteponer las interpretaciones

---

<sup>80</sup> Ese doble matiz está capturado en una de las definiciones más famosas de “constreñimiento ontogenético” que se refiere a “un sesgo en la producción de fenotipos variantes o una limitación en la variabilidad fenotípica causada por la estructura, el carácter, la composición, o la dinámica de un sistema ontogenético” (Maynard Smith et al., 1985, p. 265)

positivas de los constreñimientos por sobre las negativas, y en cierto casos se invita a reivindicar el sentido restrictivo de estas últimas o a prescindir de ellas por completo, pues se buscan resaltar los factores causales creativos en la evolución biológica (Amundson, 1994; Arthur, 2004; Wagner & Draghi, 2010; Laland et al., 2015).

Como tercer componente de la SEE tenemos a la teoría de construcción de nicho (TCN), en la cual los organismos no se conceptualizan como meros vehículos de transmisión de información genética, pues éstos modifican sus ambientes circundantes a través de su metabolismo, sus actividades y sus elecciones con importantes consecuencias ecológicas y evolutivas (Odling-Smee et al., 2003; Odling-Smee et al., 2013). En la TCN, se reconoce que los organismos tienen cierta potestad causal guiando los derroteros de su propia evolución: la construcción de nicho modifica y estabiliza los estados ambientales de manera no aleatoria, imponiendo, por tanto, sesgos sistemáticos en las presiones selectivas que actúan sobre ellos mismos y sobre otras especies (Laland et al., 2015; Laland et al., 2016).<sup>81</sup> Hay centenares de casos de construcción de nicho reportados en la literatura, pero, de nuevo, elijo dos de los más famosos: la construcción de presas que emprenden los castores, o la modificación de los niveles de oxigenación y otros parámetros fisicoquímicos del suelo que corre a cargo de las lombrices.

Para la TCN, hay dos legados que los organismos heredan de sus ancestros (Odling-Smee et al., 2003): un cierto número de alelos de sus genomas y un entorno modificado con presiones selectivas asociadas que han sido moldeadas por rondas previas de construcción de nicho (i.e., herencia ecológica, HE). La herencia ecológica afecta las dinámicas evolutivas (Odling-Smee et al., 2013; Laland *et al.*, 2016) y contribuye a la similitud entre padres y progenie a través de la reconstitución de nichos ontogenéticos, un aspecto crítico para el desarrollo de muchos organismos multicelulares y la recurrencia de los caracteres a lo largo de las generaciones (Badyaev & Uller, 2009). La HE está inmersa en la noción de “herencia inclusiva” de la SEE (*vide*

---

<sup>81</sup> Según sus proponentes, la construcción de nicho tiene profundos efectos en múltiples escalas: por ejemplo, alterando la distribución y la abundancia de los organismos y de las relaciones tróficas, cambiando la influencia de las especies clave del ecosistema y modulando el flujo y la conversión de materia-energía (Laland *et al.*, 1999). La construcción de nicho también puede alterar las tasas evolutivas, provocar desfases temporales de respuesta a las presiones selectivas y generar dinámicas cíclicas (Laland *et al.*, 2016).

*infra*). Los proponentes de la TCN han argumentado que la HE difiere de la herencia genética en múltiples características (Odling-Smee, 1988; Odling-Smee, 1994; Odling-Smee, 2009; Odling-Smee & Laland, 2011): (i) La HE es transmitida por los organismos a través de la modificación del ambiente y no mediante la “reproducción”; (ii) la HE no depende, bajo ninguna instancia, de la “replicación ecológica” o de la acción de algún tipo de replicador discreto, depende enteramente de rondas sostenidas de construcción de nicho; (iii) en contraste con la transmisión biparental de alelos que ocurre sólo una vez por cada evento reproductivo en las poblaciones sexuales, la HE es transmitida continuamente de múltiples organismos a múltiples organismos distintos, intra e intergeneracionalmente, a lo largo de la vida de éstos; (iv) el parentesco genético no es una precondition de la HE (los organismos no tienen que estar en la misma vecindad filogenética ni compartir un determinado número de alelos). Como los organismos sólo deben estar vinculados por la ecología, la HE puede ser vertical, horizontal u oblicua (Odling-Smee, 1994).

El último componente de la SEE es una visión inclusiva sobre la herencia: no sólo se admite el canal genético, sino también la herencia epigenética (que además de englobar a las modificaciones covalentes en las histonas o los patrones de metilación de los nucleótidos que afectan la expresión génica, también incluye la transferencia de simbiontes y de estructuras celulares, etcétera), la HE (con las propiedades recién expuestas) y, en el caso de algunos animales, la herencia cultural y simbólica (Jablonka & Lamb, 2014; véase también Bonduriansky & Day, 2018 para una revisión reciente de la evidencia empírica de los distintos tipos de herencia extra-genética). En esta visión de la herencia se buscan enfatizar todas las dimensiones y factores causales (ya sea genéticos, epigenéticos, ecológicos, culturales, etcétera) que contribuyen a la semejanza entre progenitores y progeñe, y a la reconstitución de los caracteres de una generación a otra. Recordemos que los caracteres morfológicos no se heredan de una manera directa como las hebras de ADN; no hay una replicación semiconservativa análoga que asegure la permanencia de ciertos elementos o que provea de un templado a partir del cual copiarlos: los caracteres morfológicos deben (re)constituirse durante la ontogenia de los individuos en cada generación. La visión de herencia inclusiva postula un

entramado de causas y factores interdependientes que contribuyen a que esto suceda (Laland et al., 2014; 2015).

En respuesta a este último punto, los defensores de la TEE adoptan dos posturas para lidiar con los mecanismos de herencia extragenética: (i) negar su existencia (o conceder que ocurren con una escasa frecuencia en las poblaciones naturales) y/o disminuir su importancia cuando se contrastan con las mutaciones genéticas azarosas que se heredan de generación en generación (Charlesworth et al., 2017); o (ii) afirmar que las herramientas analíticas de la TEE que permiten modelar cómo la selección natural opera sobre la variación genética pueden ser usadas, sin alteraciones importantes, para entender a la selección cuando actúa sobre otras formas de variación heredable (véase Lu & Bourrat, 2018), por lo que la SEE no aporta un nuevo entendimiento sobre la herencia.

Resumiendo, según Laland et al., (2015), la SEE descansa en cuatro pilares conceptuales: la teoría de construcción de nicho, la visión de herencia inclusiva, la biología evolutiva del desarrollo y el estudio de la plasticidad fenotípica. La SEE enfatiza el rol detentado por los procesos constructivos en el desarrollo y la evolución (entre ellos, la construcción de nicho y la acomodación fenotípica), una concepción inclusiva de herencia transgeneracional que engloba varias formas de variación no genética, la existencia de tasas variables de cambio evolutivo (gradual o a saltos), representaciones recíprocas de la causalidad, y se posiciona como una perspectiva centrada en los *organismos* y no en los genes (Laland et al., 2015).

Este énfasis en nuevos procesos evolutivos es uno de los puntos de disenso más significativos con la TEE. Para ésta, fenómenos como la plasticidad fenotípica, la construcción de nicho y los sesgos ontogenéticos son *resultados* importantes de la evolución biológica, pero no son *causas* evolutivas en sí mismos (Wray et al., 2014). Según los adalides de la SEE, la interpretación “estándar” de estos fenómenos subestima considerablemente sus implicaciones evolutivas: se otorga demasiada importancia causal a los genes y a la selección, mientras que los procesos ontogenéticos que crean nuevas variantes, sesgan a la selección, contribuyen a la herencia y generan un ajuste entre el organismo y su ambiente son relegados a un segundo plano. Algunos de estos

procesos, se ha afirmado, fueron marginados o desdeñados por la corriente principal del pensamiento evolutivo (véase el caso de la construcción de nicho en Odling-Smee et al., 2003). Por todo lo anterior, la SEE denuncia *una ontología incompleta de procesos evolutivos* en la TEE y propone una extensión en el plano ontológico (Fábregas-Tejeda & Vergara-Silva, 2018b).

El desacuerdo profundo no recae en qué procesos son enlistados (o excluidos) como causas evolutivas legítimas, sino que estriba en cómo se concibe un proceso evolutivo (véase Lewens, 2019). Además, yo considero que las desavenencias más importantes se relacionan con cómo se concibe la *causalidad* en la evolución y, por tanto, qué clase de procesos pueden ser admitidos como causas evolutivas por los biólogos, que, además, les resulten explicativas. Entonces, un punto cardinal en el desacuerdo radica en cómo se piensa la causalidad en la evolución biológica desde las dos trincheras, materia de la siguiente subsección.

### *III. 1. 2. Causalidad en la evolución y desarrollo constructivo*

En las últimas décadas, diversos argumentos han puesto en tela de juicio la adecuación de los esquemas tradicionales de causalidad en la biología evolutiva, algunos centrándose en la necesidad de reconsiderar la famosa dicotomía de causas próximas y causas últimas (Plutynski, 2008; Laland et al., 2011; Calcott, 2013; Haig, 2013; Baedke, 2018a, capítulo 2), y otros exhortando a complementar el modelo causal ascendente ('bottom-up') que parte de los genes, con un modelo causal descendente ('top-down') que incorpore las influencias de niveles más altos de organización (Gilbert & Sarkar, 2000; Noble, 2006; véase una revisión general de los argumentos en Martínez & Esposito, 2014).<sup>82</sup>

En el centro de la TEE está la división entre causas próximas y causas últimas trazada por el ornitólogo y biólogo evolutivo Ernst Mayr (1961).<sup>83</sup> Las primeras atañen al

---

<sup>82</sup> La causalidad descendente alude a que “en un sistema estructurado jerárquicamente, la influencia causal pueda en ocasiones desplazarse del todo a la parte, i.e. hacia abajo en la jerarquía” (Okasha, 2011, p. 49). Huelga decir que el filósofo de la ciencia Samir Okasha está hablando de jerarquías composicionales.

<sup>83</sup> Mayr solía explicar esa distinción, que ha sido tan influyente para biología evolutiva del siglo XX, valiéndose de un ejemplo. A la pregunta “¿Por qué la curruca [un ave cantora pequeña] de mi casa de verano comenzó su migración al sur en la noche del 25 de agosto?”, Mayr decía que había dos tipos de

dominio de las ‘ciencias funcionales’ como la biología celular, la embriología y la fisiología, y, para Mayr, resultan de importancia secundaria en el estudio de la evolución biológica; las segundas corresponden al dominio de los naturalistas y los biólogos evolutivos, que estudian a los programas teleonómicos (genéticos) esculpidos por la selección natural. En palabras de Mayr, las causas próximas son “causas que tienen una historia y que han sido incorporadas al sistema mediante miles de generaciones de selección natural. [...] [L]as causas últimas son responsables de la evolución del código de información de DNA particular con el que cada individuo de cada especie está dotado” (Mayr, 1961, p. 1503). Cincuenta años después de publicación de Mayr (1961), Kevin N. Laland, Kim Sterelny, John Odling-Smee, William Hoppitt y Tobias Uller (que después de 2014 se convertirían en partidarios destacados de la SEE) escribieron una nota para la revista *Science* (en donde originalmente había sido publicado el artículo de Mayr) con miras a reflexionar si la dicotomía propuesta por el famoso arquitecto de la SM seguía siendo útil en la biología evolutiva (véase Laland et al., 2011).

Este grupo de biólogos y filósofos disiente con la división tajante propuesta por Mayr. Para ellos, esa dicotomía resulta problemática porque en ella subyace una visión determinista (y genocentrista) del desarrollo embrionario que postula que los procesos ontogenéticos (pensados como ‘causas próximas’) son irrelevantes para las preguntas evolutivas (Laland et al., 2011; 2013) y pueden obviarse complementamente atendiendo sólo a los genes y a los programas que la selección natural inscribe en ellos (un ejemplo de esa argumentación lo encontramos en Wallace, 1986; véase también las reconstrucciones de Amundson, 2005, p. 212; Müller, 2005). Según su diagnóstico, la caracterización de Mayr allana el camino para las explicaciones de causa-efecto

---

respuestas posibles: respuestas de causas próximas y respuestas de causas últimas Mayr, 1961, p. 1502). Las causas próximas tienen que ver con cómo el comportamiento del ave es afectado por cambios hormonales en su sistema endocrino, cómo su sistema endocrino reacciona a un fotoperiodo recortado y a un declive en la temperatura que, en conjunto, anuncian el invierno, y cómo su sistema nervioso la ayuda a surcar por los cielos, siguiendo concertadamente a su parvada. Pero, nos dice Mayr, este recuento de la migración deja abiertas otras preguntas: ¿por qué las currucas tienen un sistema endocrino que inicia un comportamiento migratorio cuando la duración del día alcanza cierta longitud?, ¿por qué las currucas tienen un sistema neuroendocrino que difiere tanto del de un búho, que no migra al sur durante el invierno? Para Mayr, preguntas que gravitan alrededor de un “por qué” obtienen mejores respuestas a partir de causas últimas, que son *evolutivas* y no fisiológicas o moleculares. En el caso que nos atañe, el de la curruca migratoria, las causas últimas tienen que ver con la adquisición de un “programa genético” que le confería una ventaja de supervivencia a las aves que migraban al sur con el comienzo del invierno (por la carestía de alimento en la región que habitaban) y que, por múltiples generaciones, fue favorecido por la selección natural (Mayr, 1961, pp. 1502-1503; véase también Mayr, 1982, pp. 67-68).

simplistas de la TEE, dejando de lado bucles de retroalimentación o influencias causales distribuidas en diversos niveles de organización de los sistemas biológicos; otrosí, esta distinción forjó divisiones artificiales entre diversas subdisciplinas de la biología y resulta un obstáculo epistemológico para diversos debates contemporáneos (por ejemplo, no abona a explicar el origen de las novedades evolutivas) (véase Laland et al. 2011, 2013). Laland y colaboradores (2011, p. 1516) hacen una interesante declaración al respecto: “Pareciera que la manera en que los biólogos piensan acerca de la causalidad ha actuado como un marco conceptual metateórico para estabilizar al paradigma científico dominante [la TEE]” (véase también Beatty, 1994).

En su lugar, los defensores de la SEE abogan por una visión de *causalidad recíproca*, en la que los procesos del desarrollo co-construyen con la selección natural la complementariedad entre el organismo y su ambiente, y afectan la dirección y las tasas de la evolución (Laland *et al.*, 2011; 2015).<sup>84</sup> En publicaciones previas, Kevin Laland se refería a la co-determinación y ajuste mutuo de algunas propiedades de los organismos y sus ambientes como “causalidad cíclica” (Laland, 2004).<sup>85</sup>

Scholl & Pigliucci (2015) ponderaron que los argumentos de Laland et al. (2011; 2013) en contra de la distinción de causas próximas y últimas no explican realmente por qué los procesos ontogenéticos deberían ser de interés para los biólogos evolutivos; el error que le atribuyen a sus colegas es interpretar la dicotomía mayrena como una forma de obviar interacciones causales específicas que ocurren durante el desarrollo de los organismos, en lugar de entender la distinción en el contexto de distintas idealizaciones explicativas en los modelos causales del cambio evolutivo. Por otra parte, algunos filósofos han señalado que la visión de causalidad recíproca de la SEE resulta limitada, y que hace falta incorporar una visión de causalidad multinivel (véase Martínez & Esposito, 2014). Sin embargo, el sentido de la causalidad recíproca en la SEE no sólo debe pensarse en términos de la co-determinación causal en el binomio ‘organismo en

---

<sup>84</sup> En ese sentido, el ajuste entre organismo-ambiente puede alcanzarse por dos vías: la selección natural modifica los rasgos orgánicos para que se ajusten a las demandas del ambiente, o los organismos modifican los ambientes para que se ajusten a ellos mismos (véase Okasha, 2005).

<sup>85</sup> “Las propiedades de los ambientes causan (algunas de) las propiedades de los organismos a través de la acción de la selección natural, pero igualmente las propiedades de los organismos causan (algunas de) las propiedades de los ambientes selectivos a través de la construcción de nicho” (Laland, 2004, p. 316). Para contrastar con un rechazo de la noción de “causalidad cíclica” desde la perspectiva de la TEE, véase Dawkins (2004), quien directamente interpeló a Laland.

desarrollo-ambiente', también se admite la reciprocidad entre mecanismos de causalidad ascendente y descendente: "La causación fluye tanto hacia arriba desde niveles más bajos de organización biológica, por ejemplo el ADN, como hacia abajo desde niveles más altos, como [ocurre] en la regulación génica tejido-específica y ambiente-específica" (Laland et al., 2015, p. 7).

Por otro lado, algunos defensores de la TEE han criticado duramente la noción de "causalidad recíproca", descartando que la idea sea una novedad en la biología evolutiva.<sup>86</sup> Svensson (2018) afirma que la causalidad recíproca de la SEE se remonta a la biología dialéctica de Levins & Lewontin (1985; véase también Lewontin, 1983)<sup>87</sup> y está perfectamente integrada en áreas y modelos convencionales de la disciplina: "la causalidad recíproca no es controversial y está ampliamente reconocida en diversos subcampos de la biología evolutiva" (Svensson, 2018, p. 6). Svensson alude a los modelos de selección dependientes de frecuencia (véase, por ejemplo, Charlesworth, 1971) y a los modelos de la genética cuantitativa de caracteres correlacionados (basados en Lande & Arnold, 1983), el estudio de las dinámicas eco-evolutivas (*v.gr.* Schoener, 2011) y las explicaciones sobre la co-evolución. Para críticos como Svensson, los desafíos impuestos por la SEE para repensar la causalidad no son epistémicos sino metodológicos:

[...] el desafío [...] es empírico en lugar de conceptual: usar herramientas analíticas estadísticas y matemáticas existentes para analizar la causalidad recíproca y difundir el conocimiento sobre estas herramientas a otros subcampos. Por lo tanto, sugiero que desarrollar y explotar las herramientas analíticas previamente existentes, en lugar de llamar a una revisión mayúscula de la teoría evolutiva, es una forma más constructiva de hacer avanzar la investigación en estas áreas (Svensson, 2018, p. 3).

---

<sup>86</sup> Por ejemplo, Brodie III (2005, p. 251) ha afirmado que la supuesta reciprocidad entre el organismo y su ambiente, según es entendida por la TCN, puede encontrarse en Fisher (1930). Wray et al. (2014, p. 162), en su texto en oposición a la SEE, afirman que Darwin mismo estudió y teorizó sobre la construcción nicho (y sobre *todos* los fenómenos propuestos por la SEE). Para estos defensores de la TEE, la SEE no aporta piezas nuevas para comprender la evolución; no hay nada nuevo bajo el sol darwiniano (o el sol que modelaron los genetistas poblacionales como Fisher).

<sup>87</sup> Levins & Lewontin (1985), al esgrimir una perspectiva marxista centrada en el método dialéctico, argumentaron que los organismos no son objetos pasivos que se ven moldeados y desplazados por las fuerzas autónomas de la selección natural, sino que son sujetos activos que modifican consistentemente sus ambientes en direcciones que les son favorables. Los organismos y sus ambientes están imbuidos en una relación dialéctica, y el hecho de que organismo y ambiente estén intrínsecamente entretnejidos conlleva a "la intercambiabilidad del sujeto y el objeto, de la causa y el efecto" (Levins & Lewontin, 1985, p. 274). La narrativa historiográfica de Svensson (2018) al respecto de que es posible encontrar las anclas de la SEE en la biología dialéctica de Levins y Lewontin será evaluada y puesta en su justa medida en el capítulo V.

No obstante, Laland y colegas han admitido que el pensamiento causal recíproco está presente en algunas subdisciplinas de la biología evolutiva, pero el quid de la cuestión es que éste adolece de una perspectiva ontogenética seria:

[...] muchos análisis existentes de coevolución, selección dependiente de hábitat o frecuencia se realizan a un nivel (p.ej. genético, demográfico) que elimina toda consideración de la ontogenia. Dichos estudios capturan una característica estructural básica de la causalidad recíproca en la evolución —esto es, un bucle selectivo de retroalimentación—, pero, por lo general, no reconocen que los procesos del desarrollo pueden iniciar y codirigir derivaciones evolutivas (Laland et al., 2015, p. 7).

Como señala el filósofo Jan Baedke (2018, p. 43), la SEE es una perspectiva de la evolución primordialmente ontogenética, que antepone el desarrollo a los genes o a la selección natural (“a development first view”), y, por lo tanto, enfatiza la responsividad ambiental, las interacciones y la agencia orgánica siempre con referencia al devenir de una ontogenia. Además, para la SEE, la variación, la herencia y la selección (los ingredientes básicos de la evolución) no deben ser entendidos como procesos *causalmente autónomos*, pues están irremisiblemente interrelacionados durante las ontogenias de los organismos y diversos procesos del desarrollo (como la plasticidad fenotípica o la construcción de nicho) pueden dirigir o facilitar el cambio evolutivo (Uller & Helanterä, 2019; véase también Baedke, 2017a, p. 592). La ontogenia es capital en los razonamientos epistemológicos de la SEE. En ese tenor, un concepto central en este marco conceptual, que se relaciona directamente con la visión de la causalidad recíproca, es el de “desarrollo constructivo” (*sensu* Laland et al., 2015).

Según este concepto, los organismos se auto-construyen durante su ontogenia, respondiendo, integrando y moldeado las señales del ambiente, y no simplemente se desenvuelven de acuerdo con unas rígidas instrucciones codificadas en el genoma.<sup>88</sup> Además, para Laland y colaboradores: “el organismo en desarrollo no puede ser

---

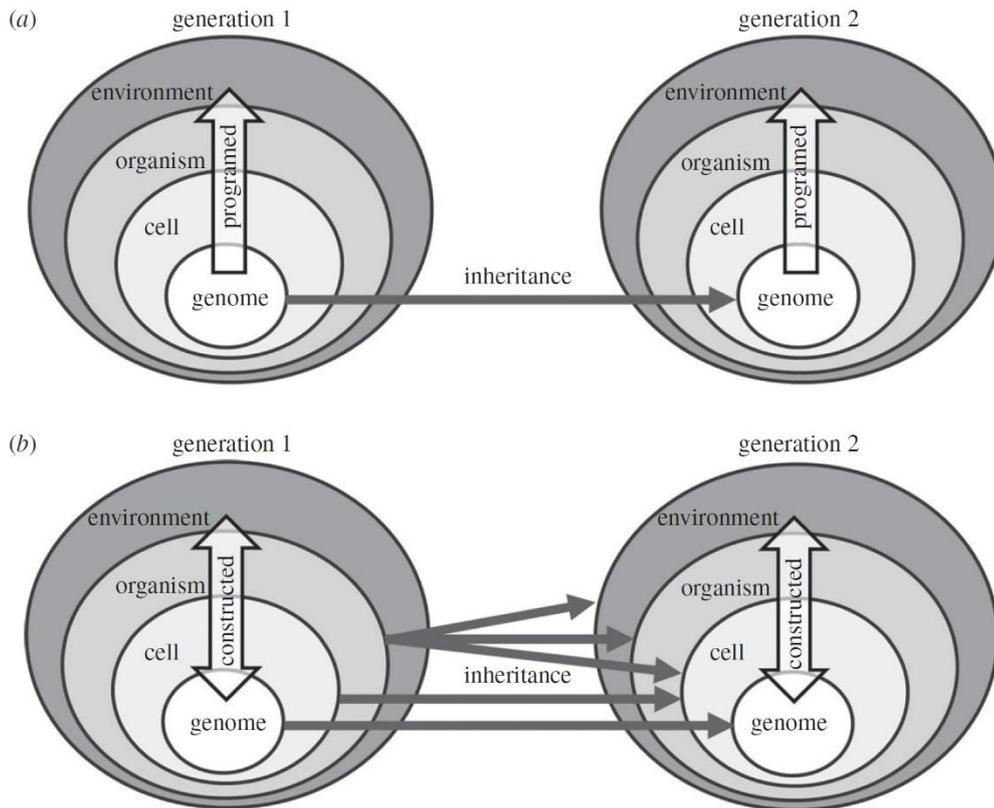
<sup>88</sup> “El hecho de que el desarrollo no esté dispuesto [“laid out”] antes de que ocurra, con otros factores causales [además de los genes] como meramente permisivos (o disruptivos), sino que en cambio emerge a través de un proceso de epigénesis [en el que interactúan diversos recursos interdependientes] es lo que permite la integración de la robusteza y la plasticidad en el desarrollo” (Griffiths & Stotz, 2013, pp. 138-139; texto en los corchetes añadido).

reducido a componentes separables, uno de los cuales (p.ej. el genoma) ejerce control exclusivo sobre los demás [...]. Más bien, la causalidad también fluye de niveles superiores [...] de la organización orgánica hacia los genes” (Laland *et al.*, 2015; p. 6). En la cita anterior se puede colegir la presencia de la visión de causalidad recíproca (en el sentido de incorporar la causalidad ascendente y descendente en interacción). El concepto de desarrollo constructivo no asume una función biyectiva entre un gen y un fenotipo, ni le adjudica a los genes privilegios causales o jurisdicción programática irrestricta para encauzar el desarrollo de un organismo en una dirección irrevocable; en cambio, el sistema en desarrollo se concibe como plástico, abierto a los influjos del ambiente: “Los organismos no se construyen a partir de ‘instrucciones’ genéticas [...], sino, más bien, se auto-ensamblan usando una gran variedad de recursos interdependientes” (Laland *et al.*, 2015, p. 6). Laland y colaboradores están hablando de recursos genéticos, epigenéticos, ambientales, conductuales, culturales e incluso simbólicos, que, en conjunto, coadyuvan en el desarrollo de un organismo. Laland *et al.* (2015, p. 4) ahondan al respecto de la vinculación entre herencia y desarrollo: “La similitud entre padres y descendencia ocurre no solamente por la transmisión del ADN, sino porque los padres transfieren una variedad de recursos ontogenéticos que permiten la reconstrucción de nichos del desarrollo”.

Esta visión del desarrollo constructivo de la SEE se entrecruza con la noción de ‘nicho del desarrollo’ que ha sido propalada por la filósofa Karola Stotz en años recientes (véase Stotz, 2008; 2010; Griffiths & Stotz, 2013, pp. 134-140; Stotz, 2017). Como Stotz (2017) expone, el “nicho ontogenético captura los legados exogenéticos (p.ej. ecológicos y sociales) que los organismos heredan además de sus genes, que en conjunto garantizan la reconstrucción del ciclo de vida en la siguiente generación”. Con una fuerte impronta de la teoría de sistemas en desarrollo (Oyama, 1985; Oyama *et al.*, 2001) y las contribuciones conceptuales de los psicólogos del desarrollo West & King (1987), Stotz (2017) habla de una “teoría de construcción del nicho ontogenético” que integra al desarrollo como un proceso contingente, plástico, constructivo y emergente que se trenza en la relacionalidad de los recursos ontogenéticos y el contexto ecológico (definido en términos amplios).

En la SEE hay un compromiso con cierta *imagen de la causación*, en el sentido epistémico desarrollado por Griesemer (2000) y García-Deister (2005a; 2005b): “Las imágenes [de la causación] expresan perspectivas teóricas en tanto que especifican líneas preferidas de abstracción de los fenómenos de interés y también priorizan principios en términos de qué modelos pueden construirse para representar fenómenos” (Griesemer, 2000, p. S349); “[u]na imagen de la causación no es un recuento metafísico completo de la causalidad. Es, más bien, un esquema causal que refleja una cierta comprensión de la estructura general parte-todo de un sistema biológico. [...] [E]s a través de las imágenes que las perspectivas teóricas proveen lineamientos para modelar y explicar fenómenos” (García-Deister, 2005a, pp. 10-11).

Ahora estamos en una mejor posición para desbrozar cómo se entiende la causalidad recíproca en la SEE (Figura 5). La causalidad recíproca tiene dos connotaciones: la primera es entender al desarrollo como un proceso constructivo, no programado, que está co-determinado en diversos niveles de organización por recursos genéticos, epigenéticos, ambientales, culturales, etcétera (mecanismos de causalidad ascendente y descendente); es decir, de interacciones causales que parten del genoma hacia el entorno, pasando por las células, los tejidos y los sistemas organográficos, e interacciones causales que provienen de niveles superiores de organización y que afectan a los niveles subyacentes. El desarrollo de un organismo es el resultado de un complejo entramado causal de recursos interdependientes. El segundo sentido en el que se entiende a la causalidad recíproca es que el organismo afecta causalmente a las propiedades del ambiente, a través de sus actividades de construcción de nicho, y el ambiente, a su vez, tiene injerencia sobre los organismos (mediante la acción de la selección natural o la inducción de fenotipos plásticos). Hay, pues, una inextricable co-determinación causal entre organismo y ambiente en la SEE.



**Figura 5.** Visiones contrastantes del desarrollo y la causalidad en la TEE y la SEE. En el panel **A** se muestra la visión de la TEE: un programa genético rígido o semi-abierto controla el desarrollo embrionario y es legado a las siguientes generaciones. Las variaciones azarosas de este programa genético pueden ser tamizadas por la acción de la selección natural. En el panel **B**, en contraste, se despliega la visión del desarrollo constructivo y la causalidad recíproca de la SEE: el desarrollo es concebido como un proceso constructivo, no programado, que está co-determinado en diversos niveles de organización por un complejo entramado causal de recursos interdependientes. El genoma es sólo un recurso más entre otros. Se admite la causación ascendente y descendente, que los organismos construyen activamente sus ambientes y que éstos pueden heredar más que genes de una generación a otra. Imagen tomada de Laland et al. (2015, p. 7).

Una vez que repasamos la adunación de perspectivas englobadas bajo la SEE (subsección III.1.1) y profundizamos en la visión de causalidad recíproca y el concepto de ‘desarrollo constructivo’ (subsección III.2.2), es tiempo de discutir cómo se sitúa este marco conceptual en relación con el debate de las posturas ‘internalistas vs. externalistas’ para comprender la evolución de la forma orgánica. Lo anterior es relevante para apuntalar nuestro entendimiento de las divergencias epistémicas entre la SEE y la TEE (el tema central de la sección III.1).

### III. 1. 3. La SEE y la dicotomía ‘internalismo-externalismo’

La oposición entre puntos de vista ‘internalistas’ y ‘externalistas’ tiene una raigambre profunda en la historia de la biología, la psicología, la filosofía, las ciencias físicas y las ciencias sociales (véase Godfrey-Smith, 1996; Andrade, 2009). Dos ejemplos ilustrativos de posturas externalistas son el *empirismo* en la epistemología (*i.e.* la posición filosófica que proclama que la adquisición del conocimiento está determinada, dirigida o severamente constreñida por la experiencia) y el *adaptacionismo* en biología. Mirar el mundo con un catalejo adaptacionista significa entender a las estructuras biológicas, y a la evolución en general, como respuestas adaptativas a las condiciones ambientales. Tal como ha señalado el filósofo Peter Godfrey-Smith (1996, p. 32): “[el] mecanismo primario para esta respuesta adaptativa [...] es la selección natural actuando sobre variantes genéticas; los *genes son un canal a través del cual habla el ambiente*” (énfasis añadido). En contraste, los biólogos que amparan el internalismo usualmente aseguran que es imposible explicar las transformaciones de la forma orgánica, y el curso de la evolución en general, simplemente atendiendo a la estructura o las dinámicas de los ambientes en los que habitan los organismos.<sup>89</sup> Adicionalmente, un internalista diría: “la estructura orgánica está fuertemente constreñida, y en algunos casos determinada, por los factores internos asociados con la naturaleza integrada de los sistemas vivientes” (Godfrey-Smith, 1996, p. 37).

De forma independiente, el filósofo e historiador de la biología Ronald Amundson (2001) ha sugerido que la dicotomía caracterizada aquí como ‘externalismo-internalismo’ es una versión renovada de uno de los problemas más antiguos en la biología comparada: la contraposición entre los enfoques “funcionalistas” y “estructuralistas” que intentan comprender y explicar la forma orgánica (véase también Hughes & Lambert, 1984; Sansom, 2009; Ochoa & Barahona, 2014). De acuerdo con el filósofo Denis Walsh (2015, p. 183), esta oposición de visiones explicativas “ha dejado

---

<sup>89</sup> Por ejemplo, desde una postura internalista se piensa que la materia viviente es, en sí misma, un agente activo, un medio excitable capaz de autoorganizarse (Goodwin, 1994), *i.e.* capaz de exhibir *orden gratuito* (“order for free”; véase Kaufmann, 1993) por la interacción entre sus distintos componentes sin requerir de un factor externo que imponga la organización o provea las señales determinantes (Linde-Medina, 2010b).

una marca indeleble en la historia de la biología evolutiva”, y no se ha disipado en el tiempo presente:

Muchos de los debates en la biología evolutiva contemporánea y en su filosofía adoptan la forma de una guerra territorial [“turf war”], en un intento por forjar un territorio más grande para las explicaciones “internalistas” que promueven los procesos internos de la herencia y el desarrollo, o las explicaciones “externalistas” que promueven la influencia selectiva del ambiente (*idem*).

Como vimos en el capítulo II (sección II.4), para Pigliucci & Müller (2010b, p. 14), una SEE debe sobreponerse a las limitaciones del *externalismo*, el gradualismo y el genocentrismo. La SEE, en el sentido que he elaborado en las últimas subsecciones, se opone rotundamente al tipo de externalismo instanciado por el adaptacionismo recalcitrante o sus versiones moderadas de la actual TEE. Yo interpreto el artículo de Laland et al. (2015), en su defensa de la visión de causalidad recíproca apuntalada por la noción de desarrollo constructivo, como una denuncia de la artificialidad de la distinción entre factores causales “internos” y “externos” en el desarrollo (ambos co-participando de formas imbricadas en el nicho ontogenético), y como una negación de la utilidad de mantener la dicotomía ‘internalismo-externalismo’ para explicar la evolución orgánica. La propuesta de causalidad recíproca y el desarrollo constructivo (*sensu* Laland et al., 2015) parecen invitarnos a repensar las mismas nociones de ‘internalismo’ y ‘externalismo’.<sup>90</sup> En suma, la TEE se alinea con una postura externalista para explicar la evolución biológica y la SEE abdica de la distinción dicotómica para abrazar la reciprocidad (que imbrica lo ‘interno’ y lo ‘externo’).

Quizá no escape a la atención del lector que hay una profunda tensión inmersa en la noción de causalidad recíproca y en la visión de ‘desarrollo constructivo’ de la SEE. Si un complejo entramado de recursos interdependientes (genéticos, epigenéticos, ecológicos, culturales, etcétera) garantiza la (re)construcción de un ciclo ontogenético

---

<sup>90</sup> Susan Oyama ha argumentado en repetidas ocasiones que, tanto las posturas externalistas como las internalistas, son problemáticas y nuevas soluciones deben pensarse (véase, por ejemplo, Oyama, 2009, p. 148). En una visión consonante a la SEE, Oyama (2000a, p. 24) ha subrayado la imposibilidad de separar causas con respecto a fronteras distintas en el desarrollo de los organismos. Como dice García-Deister (2005b, p. 19): “En el marco de una imagen relacional de la causación, los factores causales construyen la constancia de la forma que el desarrollo manifiesta, y lo hacen a través de una ontología interactiva”.

y si las propiedades de los organismos están co-determinadas por los ambientes (a su vez co-determinados por las acciones organísmicas), ¿cómo asegurar que el organismo no se disuelve en su ambiente? ¿Cómo podemos afirmar que organismo y ambiente no forman un binomio indisoluble e indisoluble? ¿Es posible trazar las fronteras entre los organismos y los ambientes desde la perspectiva de la SEE? O, dicho de otra forma, ¿cómo individuamos a un organismo que está inscrito en un ambiente? ¿Cuáles serían los criterios de demarcación? Una perspectiva que se diga “centrada en el organismo” (como lo han declarado Laland et al., 2015) debe enfrentar esas tensiones epistémicas (véase Baedke, 2018b).

Lo anterior se parece mucho a una de las críticas recurrentes que se le ha hecho a la teoría de los sistemas en desarrollo (TSD) desde hace algunas décadas. Oyama (2009, pp. 150-152) reconoce que hay una tensión fuerte entre las lecturas puramente ontogenéticas de la TSD y las interpretaciones evolutivas de la misma. En ese sentido, si el *explanandum* de la TSD es formulado como la explicación de la coevolución de los organismos y sus ambientes (o, como Griffiths & Gray, 2001, proponen, la evolución de organismos-ambientes, CEs, en una abreviatura que los engarza; véase también Griffiths & Gray, 1994; 2004; Oyama, 2000b, pp. 28-29), en lugar de simplemente reconceptualizar la causalidad del desarrollo en oposición al preformacionismo genético en aras de explicar las características de un organismo individual (el *explanandum* que Oyama, 2000a originalmente postuló; véase también Godfrey-Smith, 2001),<sup>91</sup> se corre el riesgo de perder al organismo. O eso arguyen filósofos como Thomas Pradeu (2010): “Uno pierde la noción de que es el organismo lo que evoluciona cuando se afirma que es el organismo-ambiente, o sistema O-E, lo que evoluciona, i.e. el SD [sistema en desarrollo] (o el ciclo de vida)” (p. 219). Esto es justo lo que aseveran Griffiths & Gray (2001, p. 207): “Afirmamos que no hay distinción entre organismo y ambiente” (véase también Griffiths & Gray, 2004, pp. 11-12).

---

<sup>91</sup> Dicho de una forma más clara, en esta segunda visión de la TSD el *explanandum* es el conjunto de características de un organismo individual; el *explanans* lo forman todos aquellos recursos ontogenéticos interdependientes (i.e. el sistema en desarrollo) que contribuyen a explicar las características de ese organismo. En la primera visión, en cambio, el sistema en desarrollo deja de ser el *explanans* y se vuelve el *explanandum*: “la evolución es un cambio en la naturaleza de SE [sistemas en desarrollo]” (Griffiths & Gray, 2001, p. 207). Los sistemas en desarrollo son conceptualizados como CEs en transformación (para una discusión más detallada, consúltese Pradeu, 2010).

La noción de nicho ontogenético y la visión de desarrollo constructivo de la SEE abrevan de una lectura evolucionista de la TSD, lo que, para Pradeu (2010) implica que hay un riesgo de perder (o disolver) al organismo en su ambiente.<sup>92</sup> Laland y colaboradores no han terminado de articular su postura, entiéndase, si la SEE es una perspectiva centrada en el organismo o una perspectiva de sistemas en desarrollo que se decanta por conceptualizarlos como CEs. Regresaré a esta problemática en el capítulo V (sección V. 3. 3) al respecto de diversas tradiciones organicistas de principios del siglo XX.

Por lo pronto, sigamos explorando otras dimensiones filosóficas de la SEE. Después de delinear, *grosso modo*, los contornos y los temas centrales de la SEE, es momento de abrir una pregunta general de interés filosófico: al margen de la reconceptualización del organismo en desarrollo, ¿qué clase de cambio teórico/conceptual está implicado en la SEE? Antes de adentrarnos en el tema de la integración explicativa y las metas epistémicas de este marco conceptual (sección III. 3), viremos la atención a los modelos filosóficos de cambio científico.

La noción de ‘modelos de cambio científico’ se refiere “a todas aquellas propuestas [...] cuya pretensión [...] es dar cuenta de la lógica que gobierna el devenir histórico de las teorías científicas; una lógica que, en principio, se juega en tres ejes: (i) las relaciones teoría-evidencia, (ii) las relaciones inter-teóricas y, (iii) los elementos contextuales dentro de los cuales se lleva a cabo el proceso de selección entre alternativas” (Guerrero-Mc Manus, 2018, p. 444). ¿Qué clase de cambio teórico abre la SEE en la biología evolutiva? ¿Los modelos de cambio científico, encumbrados dentro del canon de la filosofía de la ciencia anglosajona, son adecuados para aprehender las reconfiguraciones introducidas por la SEE? En la siguiente sección procederé de forma cronológica analizando las distintas propuestas de los partidarios (o los críticos) de la SEE relacionadas con modelos de cambio científico.

---

<sup>92</sup> En el capítulo V veremos que este desafío ha estado presente en todas las perspectivas biológicas centradas en el organismo de las primeras décadas del siglo XX (véase Baedke, 2018b).

### III. 2. ¿Cuál es la naturaleza del cambio en curso? Modelos de cambio científico y la SEE

Una idea comúnmente defendida por los científicos naturales es que las síntesis teóricas no sólo han sido alcanzadas a lo largo de las historias de sus disciplinas particulares, sino que representan el culmen de aquello que debe perseguirse en la ciencia: la encarnación sin parangón de un ‘éxito racional’ (véase un ejemplo claro de esta visión en Sidlauskas et al., 2010). Como señalan Casanueva & Martínez (2014, pp. 331-332):

Bajo los modelos de cambio científico continuistas, los casos de reducción interteórica o de asimilación con corrección son juzgados de manera positiva [por los científicos], pues al subsumir los logros anteriores bajo un nuevo marco más general, la ciencia se desarrolla mediante sucesivas ampliaciones y unificaciones. Por su parte, bajo una óptica discontinuista, las unificaciones, síntesis o fusiones también tienen cabida e igualmente gozan de buena prensa, pues se considera que abonan al robustecimiento y poder explicativo de las teorías (texto entre corchetes añadido).

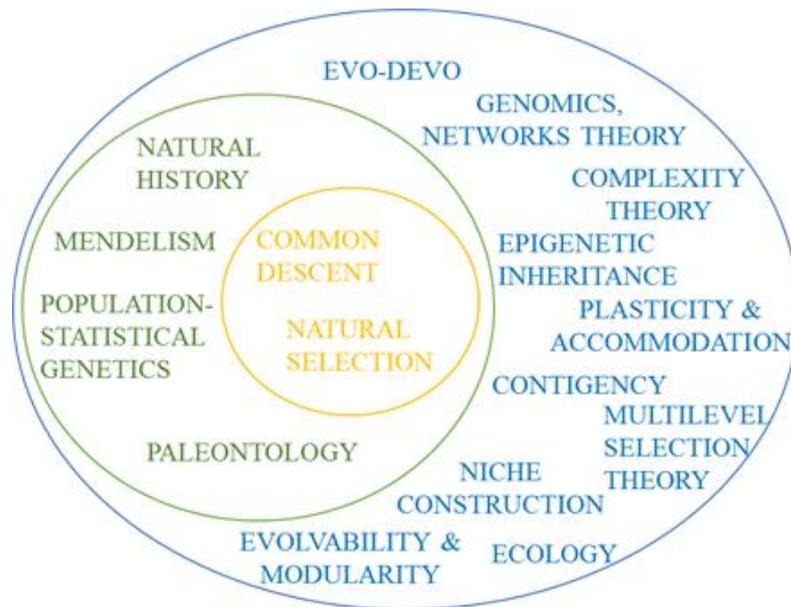
Massimo Pigliucci es un pensador que combina, de forma irregular y no siempre consistente, una visión continuista del cambio científico y un ideal epistémico sobre la deseabilidad de las síntesis teóricas (como señalé en la sección II. 1 del capítulo precedente). Lo anterior se hace patente en sus recuentos sobre la historia de la biología evolutiva, en donde subraya que, desde el darwinismo hasta las discusiones y reevaluaciones recientes suscitadas por la SEE, se ha dado una expansión ininterrumpida del repertorio conceptual de la ‘teoría evolutiva’ (véase Pigliucci, 2006b; 2007a; 2009a).

En su historiografía *ad hoc* y de manera simplista, Pigliucci considera que la biología evolutiva se asienta en un solo marco conceptual: el “paradigma” cimentado por las ideas de Charles Darwin y Alfred Russell Wallace. Aquí Pigliucci está aludiendo sin reservas a la concepción kuhniana de paradigmas y revoluciones científicas:

Usaré la interpretación comúnmente aceptada de paradigmas que abarca la ‘matriz disciplinar’, que implica no sólo la teoría o teorías dominantes dentro de un cierto campo, sino también las metodologías acompañantes, las estrategias de entrenamiento para la siguiente generación de científicos y —no menos importante— los supuestos metafísicos y epistemológicos pertinentes (Pigliucci, 2012b, p. 49).

De acuerdo con Pigliucci, las obras capitales de Darwin y Wallace significaron una ruptura con la teología natural (defendida por el reverendo William Paley y otros intelectuales anglicanos) y engendraron un “verdadero” *cambio de paradigma* (Pigliucci, 2007a; 2009a; 2012b): el único que se ha presentado en la historia de la biología evolutiva. En sus propias palabras: “(...) *la biología evolutiva no ha sido objeto de un cambio de paradigma desde el trabajo de Darwin y Wallace*” (Pigliucci, 2009a, p. 219; énfasis añadido). Según Pigliucci, ese mismo paradigma ha sido modificado, refinado y apuntalado de manera secuencial durante importantes coyunturas históricas: el darwinismo, la Síntesis Moderna y ahora la SEE (Pigliucci 2007a; 2009a).

De fondo, anida en la obra de Pigliucci una concepción de crecimiento progresivo y acumulativo del conocimiento científico. Pigliucci representa la pretendida expansión conceptual del “paradigma darwiniano-wallaceano”, ininterrumpida en los últimos 150 años, valiéndose de un esquema de elipses anidadas dentro de sí (Figura 6). Bajo esa visión, es con perfecta continuidad histórica y de forma consistente con todo lo que vino antes, que nuevos conceptos, campos de investigación y metodologías se han sumado al núcleo teórico-conceptual legado por la obra de Darwin. Pigliucci (2009a) argumenta que, en repetidas ocasiones, los biólogos evolutivos han expandido el marco conceptual preexistente al contender con varios obstáculos menores, construyendo nuevos pisos sobre el robusto edificio que se mantiene incólume desde 1859. Empero, enfaticémoslo de nuevo, según Pigliucci, después este primer cambio de paradigma nada en la biología evolutiva ha señalado un periodo de “crisis” por la acumulación de anomalías irresolubles, ni siquiera el surgimiento de la propia SEE, que para él no tiene ningún viso de inconmensurabilidad metodológica, observacional ni semántica con el paradigma dominante (Pigliucci, 2012; véase también Pigliucci, 2017). La SEE es sólo una nueva piel que refleja el “progreso normal” de la biología evolutiva que descansa sobre los robustos e inamovibles cimientos del darwinismo. Estamos, pues, según Pigliucci, ante la nueva instanciación de un paradigma kuhniano persistente.



**Figura 6.** Representación gráfica, en forma de elipses anidadas, del supuesto avance conceptual de la biología evolutiva, pasando por el darwinismo, la Síntesis Moderna y arribando a la SEE. Siguiendo los conceptos y términos originalmente usados por Pigliucci (aunque disiento con la posición de muchos de ellos), en amarillo se muestra el darwinismo, en verde la SM y en azul los componentes tentativos de la SEE. Ilustración modificada de Pigliucci (2009a, p. 226).

La argumentación de Pigliucci tiene diversos problemas, que intentaré descombrar brevemente a continuación. En una aparente contradicción, Pigliucci enarbola la visión kuhniana (en la que no se propugna por un cambio gradual) para circunscribir el avance continuo de las teorizaciones evolucionistas bajo el marco de un mismo paradigma. Revisemos concisamente la visión kuhniana para entrever por qué la caracterización de Pigliucci no resulta adecuada. En la perspectiva de Kuhn (1962), el éxito de la ciencia estriba en el delicado balance que resulta, por una parte, de los procesos de cooperación propios de la ciencia normal y, en segunda instancia, por la capacidad que tienen estos patrones conductuales ordenados de poder fragmentarse y reconstituirse a sí mismos durante las revoluciones científicas. Para Kuhn (1962), los paradigmas son el factor que aglutina a las comunidades científicas: sus miembros comparten una estructura léxica y cohabitan un mundo en común. En el sentido amplio, podría decirse que un paradigma es una manera representativa de hacer ciencia: un conjunto de aseveraciones, teorías y esquemas conceptuales sobre el mundo, métodos para recolectar, analizar e interpretar datos, hábitos de pensamiento y rutas de acción. Los paradigmas poseen estándares de racionalidad asociados y una ontología definida

(i.e. qué objetos son considerados “reales”, miembros del mobiliario del mundo, y meritorios de investigar). Los paradigmas son forjadores de consensos y, durante los periodos de ciencia normal, encauzan los derroteros por los que se conduce la resolución de rompecabezas. En el sentido estrecho, un paradigma se equipara a un logro científico específico o *ejemplar* (“exemplar”), que instaure una forma de investigar al mundo y asiente estándares de representación, rigurosidad y relevancia. Huelga decir que el término “paradigma” es harto problemático: Kuhn empleó el término en una caterva de sentidos en la *Estructura*, y hoy en día, bajo un falso velo de aquiescencia, la heterogeneidad interpretativa permanece. Kuhn rechazaba la constante apertura a la refutación que preconizaba Popper y postulaba dos tipos distintos de cambio científico con características epistemológicas propias: el cambio dentro de los periodos de ciencia normal y el cambio que aporta la ciencia revolucionaria, con etapas de “crisis” (caracterizadas por la acumulación de anomalías irresolubles cada más apremiantes) como la interfase de separación entre ambos. Un aspecto conspicuo de los cambios revolucionarios es que estos son, en varios sentidos, *holistas* (v.gr. cambios en los referentes entre los términos teóricos y la naturaleza, i.e. en las categorías taxonómicas interrelacionadas que posibilitan las descripciones y generalizaciones científicas; además, se altera el conjunto de objetos con los que se relacionan esos términos y cambia la carga teórica de la observación). Por lo anterior, no puede darse un cambio de paradigma mediante una progresión gradual.<sup>93</sup>

¿Por qué Pigliucci recurriría a una visión discontinuista del cambio científico para resaltar un avance continuo y progresivo de la teoría evolutiva? Postular que la biología evolutiva lleva 150 años sumida en una era de ciencia normal no resulta una

---

<sup>93</sup> Estamos hablando de un holismo enraizado en la naturaleza del lenguaje, pues los criterios relevantes para la categorización son, *ipso facto*, criterios que relacionan los nombres de esas categorías científicas con el mundo (Kuhn, 1989). El científico que transita de un paradigma a otro, arguye Kuhn, lo hace mediante el aprendizaje de un nuevo lenguaje, que involucra tanto el conocimiento de palabras como el conocimiento de la naturaleza. En consecuencia, para Kuhn (1989), el historiador de la ciencia es como el “traductor radical” descrito por el filósofo W. V. O Quine, un antropólogo que intenta aprender un nuevo lenguaje, como punto de partida de interpretaciones y precarias traducciones. En la *Estructura*, Kuhn ilustraba la inconmensurabilidad mediante analogías y términos perceptuales (despunta la visión de las abruptas “reestructuraciones perceptivas” de la teoría Gestalt); “ver” cosas distintas “mirando lo mismo”, y por tanto habitar mundos distintos, era la génesis de la divergencia definitiva de dos paradigmas. Sus reflexiones posteriores lo llevaron a concebir a la inconmensurabilidad como un problema de homología de las estructuras léxicas y de aprendizaje e intraducibilidad cabal de los lenguajes científicos (véase Kuhn, 1989).

movida argumentativa convincente para promover una SEE. Incluso el mismo Kuhn (1962, pp. 99–100) resaltaría el papel de las pérdidas de conocimiento y los (re)comienzos abruptos de las disciplinas científicas: no todos los logros y conceptos de un período precedente de ciencia normal se preservan en una revolución, y muchos fenómenos pueden encontrarse sin explicación, aunque la tuviesen en el marco del paradigma abandonado. Esa característica de las revoluciones científicas ha venido a llamarse “pérdidas kuhnianas” (“Kuhn-loss”) entre los estudiosos de la obra del físico y filósofo-historiador estadounidense (véase, por ejemplo, Post, 1971).<sup>94</sup>

La visión de Pigliucci sobre el cambio teórico contrasta con la que, por ejemplo, defendieron Eva Jablonka y Marion Lamb inmediatamente después del taller en Altenberg: asumiendo un lenguaje explícitamente kuhniano, las autoras consideran que los desafíos y anomalías en el estudio de la “herencia suave”, entre otros elementos, están conjurando una “crisis” en el paradigma instaurado por la SM, y, en consecuencia, éste debe ser reemplazado por uno nuevo (Jablonka & Lamb, 2008, p. 389). Jablonka y Lamb argumentan que una revolución en biología evolutiva implicaría el abandono de elementos epistémicos y logros previos (pérdidas kuhnianas, podríamos decir), como la creencia inflexible a considerar al ADN como el único vehículo de la herencia. El esquema de elipses de Pigliucci, cuya jerarquía composicional se ensancha con los pretendidos avances continuos de la ciencia, sería insostenible bajo la perspectiva de Kuhn: eventualmente llegaría la crisis y los científicos habrían de abandonar el paradigma reinante. Con lo anterior no estoy diciendo que la visión de Jablonka y Lamb sea preferible a la de Pigliucci (de hecho, considero que necesitamos nuevas ideas sobre el cambio teórico en las ciencias y menos regresos a nociones como ‘falsabilidad’, ‘paradigma’ o ‘programa de investigación’), pero al menos las autoras son más congruentes con lo delineado por Kuhn (1962).

---

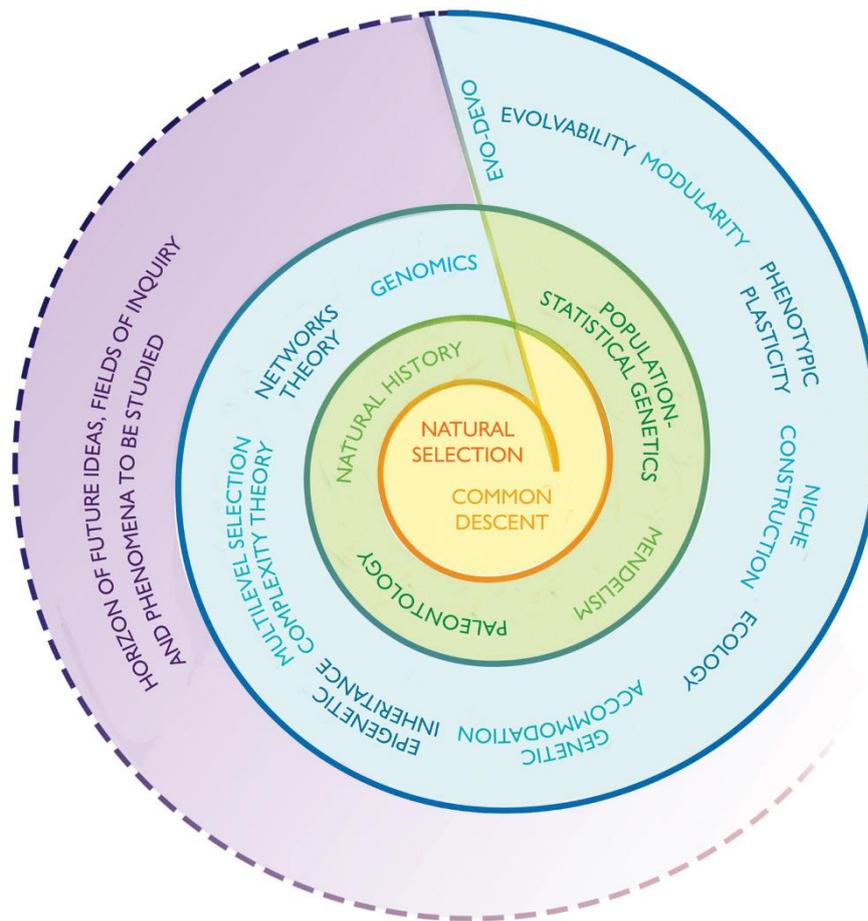
<sup>94</sup> En su famoso ensayo “La tensión esencial: tradición e innovación en la investigación científica”, Kuhn (1982 [1977], pp. 249-250) afirma: “Contrariamente a la impresión que prevalece, la mayoría de los descubrimientos y las teorías nuevas en las ciencias no son meras adiciones al acopio existente de conocimientos científicos. Para asimilar unos y otras, el científico debe reorganizar su equipo intelectual e instrumental en que ha venido confiando, y descartar algunos elementos de su credo y práctica anteriores hasta encontrar nuevos significados y nuevas relaciones entre muchos otros. Ya que, para asimilarlo a lo nuevo, lo antiguo debe ser revalorado y reordenado, en las ciencias el descubrimiento y la invención suelen ser intrínsecamente revolucionarios” (véase también Callebaut, 2013).

La perspectiva de Pigliucci parece conceder que en la disciplina prima la ‘unicidad del pensamiento evolutivo’, en lugar de la coexistencia (pluralista) de visiones teóricas (por ejemplo, bajo ese panorama, la conflagración de *Nature* tendría que interpretarse simplemente como la reticencia de Wray y colaboradores a admitir que la teoría evolutiva ya avanzó a la siguiente instanciación de ciencia normal del paradigma darwiniano, y no como un genuino desacuerdo científico).

La visión de Pigliucci también resulta anacrónica para las discusiones actuales en la historia y la filosofía de la ciencia. Desde la década de los sesenta hasta la fecha, se han rechazado visiones continuistas y progresistas del cambio científico.<sup>95</sup> Velada en el supuesto avance incesante de la ‘teoría evolutiva’ podría residir una proyección no reconocida de cómo deberían desarrollarse las cosas en el futuro. Citando la última frase de Pigliucci (2009a): “Por la misma naturaleza de la ciencia, *no hay ninguna pretensión de que la tercera elipse [la SEE] sea el final de la historia*” (p. 226; énfasis añadido). En espejo con el pasado, nuevas instanciaciones de la ‘teoría evolutiva’ (más allá de la SEE) serán definidas y podrán ser delimitadas en el horizonte de ideas futuras, de fenómenos a ser estudiados y de campos de pesquisa científica, sugiriendo una espiral sin fin—progresiva y perfectible—de expansión conceptual (véase Figura 7).

---

<sup>95</sup> Sin ir muy lejos, en “Problemas del empirismo”, Feyerabend (1965) se opone a una concepción continuista y progresista del cambio científico que demanda que los científicos confronten y operen con teorías de contenido empírico creciente; dentro de esa visión, las nuevas teorías deben ser aceptadas en virtud de su derivabilidad respecto de las anteriores y, asimismo, se exige que el incremento de contenido empírico sea consistente y no genere contradicción lógica (esta condición estipula que las nuevas teorías deben ser cabalmente comensurables con respecto a sus antecesoras) y que se mantenga la invariabilidad ontosemántica de los términos. En esta concepción, las rupturas epistémicas y la inconmensurabilidad resultan anatema. En su lugar, Feyerabend (1965) propone una visión de cambio científico que se opone a la hegemonía de una sola teoría o una línea teórica que va adicionando conocimiento de manera consistente, continua e ininterrumpida; en la visión de Feyerabend, el cambio científico se presenta con la proliferación de teorías alternativas e inconmensurables, parcialmente superpuestas, con adecuación empírica, que revelan distintas parcelas ontológicas a aquella iluminada por los condicionamientos ontoepistémicos de la teoría dominante. Es importante matizar que las alternativas no constituyen una serie continua de teorías a partir de las cuales sea posible elegir una ‘verdadera teoría’ (o que progresivamente se va acercando a la verdad): elegir una única teoría significaría adoptar y privilegiar un único dominio ontológico e invisibilizar muchísimos otros. Por tanto, en la visión de Feyerabend (1965), el cambio científico no es continuo, gradual y plenamente consistente; el cambio científico se suscita con la proliferación de teorías alternativas e inconmensurables que develan parcelas ontológicas previamente ocultas. El de Feyerabend es sólo uno de muchos ejemplos que podrían citarse.



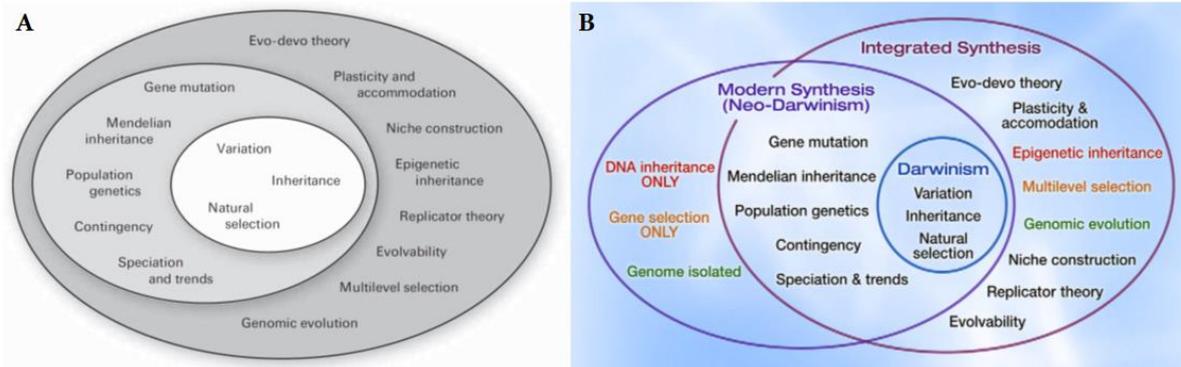
**Figura 7.** Representación gráfica del ideal subyacente de avance teórico de la biología evolutiva en Pigliucci (2009a). Los elementos conceptuales y disciplinares desplegados en la imagen corresponden a las elecciones originales de Pigliucci, con la única excepción de que se separaron algunos binomios de su figura: ‘evolucionabilidad’ y ‘modularidad’, ‘plasticidad’ y ‘acomodación genética’. En lugar de representar el supuesto avance ininterrumpido de la teoría evolutiva con elipses jerárquicamente anidadas, se eligió la representación gráfica de una espiral en expansión. La línea polícroma demarca las fronteras de las supuestas instanciaciones del paradigma darwiniano (*i.e.*, el darwinismo, la SM y la SEE). El conjunto amarillo representa la teoría de Darwin; el conjunto verde es la SM; el conjunto azul corresponde a la SEE; y el conjunto morado bordeado por líneas punteadas sugiere posibles extensiones futuras de la teoría evolutiva. La distancia relativa entre los elementos no busca reflejar lazos conceptuales entre éstos; de la misma forma, el orden relativo de aparición tampoco refiere a desarrollos cronológicos. Imagen reproducida de Fábregas-Tejeda & Vergara-Silva (2018a, p. 172).

Esa, por supuesto, es una visión sobresimplificada (y sobresimplificadora) de la historia, el estado presente y el posible futuro de la biología evolutiva. Como los historiadores de la ciencia han mostrado en diversas ocasiones, el conocimiento científico no se acumula de forma lineal y progresiva en una espiral sin final (Richards, 1987, apéndice 1; véase también las críticas que el historiador Richard Delisle le destina a Pigliucci en Delisle, 2017b, p. 158). Es importante destacar que Pigliucci ha sostenido

los mismos argumentos, virtualmente inalterados, durante los últimos diez años, aunque sólo haya escrito piezas esporádicas sobre la SEE desde entonces (véase, por ejemplo, Pigliucci, 2017).

La tradición visual para representar a la SEE que inauguró Pigliucci ha sido influyente para los biólogos evolutivos en los últimos años. Por ejemplo, el esquema de elipses anidadas fue la representación gráfica elegida para bosquejar la configuración teórica de la SEE en el prólogo de *“Evolution: The Extended Synthesis”* (Pigliucci & Müller, 2010a), el famoso volumen que se forjó después del sonado taller de discusión en el KLI (véase Figura 8, panel A; Pigliucci & Müller, 2010b, p. 11). Adicionalmente, el fisiólogo británico Denis Noble (2015) tomó el diagrama de Pigliucci como punto de partida para representar los contornos y las inclusiones temáticas de la SEE, según cómo él la imaginaba; empero, en contraste con Pigliucci (2009a), Noble considera que las elipses estarán sólo parcialmente sobrelapadas, pues ciertos elementos de la SM no serán incluidos en la SEE (Figura 8, panel B). Noble (2015) considera que la SEE no es una extensión perfectamente continua de la SM, ya que diversos elementos de su posicionamiento genocéntrico deben ser excluidos en aras de incorporar visiones más amplias sobre la herencia, para admitir la acción de la selección natural a múltiples niveles de organización y para repensar la evolución genómica.

Por otra parte, muchos filósofos discreparían con la aserción acerca de la existencia de un ‘paradigma persistente’ que Pigliucci le adjudica a la biología evolutiva. En primer lugar, como diversos autores han argumentado, nociones kuhnianas como “paradigma” o “ejemplar” resultan problemáticas para la biología (véase, por ejemplo, Lewens, 2016, capítulo 3); y, en segunda instancia, muchos historiadores han cuestionado la existencia de revoluciones científicas *per se* en la historia de la biología (v.gr. Hodge, 2005; Peterson, 2016). Incluso Ernst Mayr (2004, p. 165) sostuvo que “virtualmente cualquier autor que ha intentado aplicar la tesis de Kuhn al cambio teórico en la biología ha encontrado que no es aplicable en este campo”.



**Figura 8.** Representaciones visuales de la SEE influenciadas por el diagrama de Pigliucci (2009a). **A.** La representación de elipses anidadas, con reformulaciones de términos y matizaciones, pero respetando la progresión de Pigliucci (2009a, p. 224), aparecería en Pigliucci & Müller (2010b). La elipse exterior, en este esquema, es la SEE para los autores. Imagen tomada de Pigliucci & Müller (2010b, p. 11). **B.** Esquema de elipses parcialmente sobrelapadas usado por Denis Noble para representar los contenidos de la SEE (bautizada por él como ‘síntesis integrada’). Noble argumenta que ciertos elementos conceptuales de la SM deben ser excluidos, como la visión de la herencia centrada únicamente en el ADN, el pensar a los genes como única diana de la selección y el concebir al genoma como si estuviese aislado de un sistema en desarrollo. Imagen tomada de Noble (2015, p. 8).

El filósofo de la biología italiano Telmo Pievani disiente con el retrato kuhniano que pinta Pigliucci, quien argumenta que no se han acumulado anomalías serias en el último siglo en la biología evolutiva y que no es posible constatar una “cristalización dogmática” tangible que anuncie una crisis mayúscula y el subsecuente cambio de paradigma (Pievani, 2012; Pievani, 2016a). Por otra parte, Pievani arguye que, como moneda corriente en el campo, los problemas y excepciones aparentes pueden resolverse a través de explicaciones integrativas, ajustes finos del alcance de aplicación de formas establecidas de explicación a distintos dominios empíricos, nuevas estimaciones cuantitativas de la frecuencia relativa de ocurrencia de diversos patrones evolutivos y mediante la actualización del “kit teórico” del evolucionista. Lo anterior significa que “[...] la dinámica de crecimiento y evolución de la teoría está basada en procesos de extensión teórica y ampliación empírica de un conjunto elástico de explicaciones ya consolidadas, pero que constantemente necesitan ajustes e integraciones” (Pievani, 2012, p. 214). Para Pievani (2012; 2016a), la noción de “programas de investigación científica” (*sensu* Lakatos, 1978) captura de mejor manera las idiosincrasias del conjunto no estático de explicaciones que articulan a la biología evolutiva.

De acuerdo a la visión de Imre Lakatos (1978), los programas de investigación científica, entendidos como un conjunto de teorías, modelos, conceptos e hipótesis delimitados por las elecciones de una comunidad de científicos, se transforman de manera continua y permiten procesos de actualización, en contraste con el desarrollo discontinuo de los paradigmas científicos de Kuhn (véase también Suman, 2018). Pievani (2012) pretendidamente aplica una metodología lakatosiana para argumentar que la transición en curso de la TEE hacia una SEE podría representarse como una reforma progresiva (y no una sustitución abrupta) de un viejo programa de investigación evolutiva<sup>96</sup> con uno distinto que retiene el núcleo neo-darwiniano pero despliega un nuevo cinturón protector de supuestos epistémicos e hipótesis auxiliares con un enfoque explicativo pluralista.

Una versión similar de esa visión retrata a la SEE como un programa lakatosiano alternativo a la TEE, pero que no está en competencia directa con ésta. Dichas líneas discursivas fueron expuestas en voz del mismo Kevin Laland durante la reunión internacional de 2016 “New trends in evolutionary biology: biological, philosophical and social science perspectives”, organizada por el etólogo Patrick Bateson, la filósofa de la ciencia Nancy Cartwright, el filósofo John Dupré, Laland y Denis Noble, que tuvo lugar en la Sociedad Real (“Royal Society”) de Londres (véase Bateson et al., 2017).<sup>97</sup> Esa visión filosófica también está implícita en el artículo de Laland et al. (2015) y es la que aparece en el sitio web que aloja las novedades relacionadas con este marco conceptual (en <http://extendedevolutionarysynthesis.com/> la SEE se describe como ‘un programa de investigación integrativo’). En diversas ocasiones, Laland ha afirmado su afinidad personal con la visión lakatosiana para entender a la SEE (Laland, comunicación

---

<sup>96</sup> Según Pievani (2012), el núcleo de este viejo programa de investigación consta de la teoría genética y poblacional de la selección natural, mientras que tres postulados metodológicos componen el cinturón protector externo: el gradualismo filético, la extrapolación de los procesos microevolutivos para explicar los patrones macroevolutivos y un rígido adaptacionismo.

<sup>97</sup> Durante la primera mesa de discusión moderada por la filósofa de la ciencia Nancy Cartwright (8 de noviembre de 2016), Kevin Laland manifestó que la SEE es un programa de investigación (lakatosiano) alternativo (y complementario) a la TEE (Vergara-Silva, comunicación personal). Los audios de las ponencias están disponibles en: <https://royalsociety.org/science-events-and-lectures/2016/11/evolutionary-biology/>.

personal).<sup>98</sup> Lo anterior contrasta con el enfrentamiento de visiones de Laland et al. (2014) vs. Wray et al. (2014).

No obstante, la adopción de una perspectiva lakatosiana también acarrea inconvenientes o desventajas para caracterizar a la SEE. El proyecto histórico-epistemológico de Lakatos (1978) consistió en intentar caracterizar al *crecimiento del conocimiento* (un punto de partida que él consideraba incontrovertible e irrenunciable); su contribución fue postular que los *programas de investigación científica* (definidos por una estructura concéntrica de un núcleo duro e impermeable asociado a una heurística negativa y, en la periferia, un cinturón protector de hipótesis auxiliares asociado a una heurística positiva) son las unidades de crecimiento del conocimiento, y que éstos, a su vez, entran en pugna con programas de investigación rivales, de donde eventualmente emerge un triunfador que cifra el avance de la ciencia. Particularmente, la heurística negativa define los elementos del programa de investigación que, en cierto sentido, son ‘intocables’ (aunque Lakatos admite que los núcleos pueden revisarse y que no necesariamente permanecen invariantes), mientras que la heurística positiva construye un cinturón protector constituido por hipótesis que sí pueden ser confrontadas con los hechos de la experiencia y pueden modificarse o apuntalarse en caso de conflicto. Lakatos concede que, en contra de la visión kuhniana de la existencia de un paradigma hegemónico, en las disciplinas científicas generalmente coexisten diversos programas de investigación en competencia que buscan resolver empíricamente las dificultades teóricas suscitadas por una miríada de anomalías. Abundando en ese punto, Lakatos (1978) propone una tipología evaluativa de los programas de investigación científica en competencia: durante un periodo determinado, un programa puede ser *progresivo* si realiza cada vez más predicciones exitosas o aumenta la proporción de proposiciones teóricas con contenido empírico; por el contrario, un programa puede ser *degenerativo* si únicamente es capaz de dar explicaciones *ad hoc* de nuevos hechos observados. Sin embargo, la distinción entre programas progresivos y degenerativos siempre es relativa y provisional: un programa que al principio tiene éxito, rápidamente puede entrar en una fase de decadencia, mientras que otro programa que ha pasado por un bache

---

<sup>98</sup> Entrevista con Kevin Laland el 19 julio de 2017 en São Paulo, Brasil durante la reunión bianual de la Sociedad Internacional de Historia, Filosofía y Estudios Sociales de la Biología (ISHPSSB).

considerable puede recuperarse tiempo después. De cualquier manera, para Lakatos, la adjudicación del rótulo de progresividad o degeneración a un programa de investigación es siempre un acto retrospectivo, que sólo se consigue mediante un ejercicio filosófico-historiográfico con el paso de los años (en las así llamadas “reconstrucciones racionales”).<sup>99</sup> Dentro de la visión lakatosiana tampoco es posible reconocer un *experimentum crucis* que encauzará los derroteros de un programa de investigación y que podrá definir su subsecuente éxito o fracaso (Lakatos, 1974, pp. 320-321); sólo es posible evaluar a distancia las actividades experimentales y teóricas de un programa de investigación, sin la racionalidad instantánea del falsacionismo popperiano.

Entonces, de forma central para el caso que estamos analizando aquí (la SEE), debemos tomar en cuenta que la metodología lakatosiana es *exclusivamente retrospectiva*: no proporciona evaluaciones prospectivas de los programas de investigación científica en presente competencia, ni delinea criterios sólidos para conducir la elección entre teorías (para un análisis del carácter retrospectivo de la filosofía lakatosiana, véase Hacking, 1979). Dado que el debate entre la SEE y la TEE se está desarrollando en estos momentos, sería imposible, desde una perspectiva (congruentemente) lakatosiana, aseverar cuál es el programa de investigación progresivo y cuál está degenerándose al recurrir a hipótesis *ad hoc* (y, en caso de poder hacerlo, esas cualidades podrían resultar transitorias e invertirse con el transcurso del tiempo). De la misma forma, no podría recomendarse el abandono del programa de investigación de los contrincantes. Además, no sería posible apuntar qué experimentos cruciales podrían dirimir el debate (como parecen sugerir los proponentes de la SEE en Laland et al., 2015 al enlistar una serie de predicciones que no están contempladas por la TEE). Siendo congruentes con la posición de Lakatos, sólo dentro de algunos años, cuando el debate haya quedado saldado, todo lo anterior quedará al alcance de un imaginario historiador de orientación lakatosiana que emprenda un ejercicio retrospectivo. Por lo tanto, Kevin Laland y algunos de sus colegas erran al pretender

---

<sup>99</sup> En la segunda mitad del siglo XX muchos historiadores de la ciencia alzaron sus quejas y cuestionamientos contra la visión lakatosiana de reconstrucciones racionales. Una conclusión generalizada es que metodología que Lakatos emplea para reconstruir algunos episodios de la historia de la ciencia es de poca utilidad para los historiadores profesionales y completamente *sui generis*: no se juega en el ámbito material, socio-tecnológico, económico o prosopográfico, sino en el controversial Mundo 3 de Popper, donde sólo pululan enunciados, teorías, leyes y programas de investigación autónomos.

adjudicar las categorías lakatosianas a un debate científico que acontece en el presente disciplinar de la biología evolutiva. La postura de Lakatos no ofrece ninguna respuesta a la pregunta de qué es la SEE o qué tipo de cambio científico-teórico trae este marco conceptual a la biología evolutiva.

Tal como he intentado mostrar en esta sección, uno de mis intereses principales es entender la naturaleza del cambio que se está gestando desde la SEE. ¿Qué resignificaciones puede traer a la biología evolutiva? ¿Qué recursos filosóficos nos permiten analizar la estructura teórico-epistémica de la SEE? ¿Los modelos canónicos de cambio científico resultan apropiados para aprehender las complejidades de la SEE?<sup>100</sup> Yo me inclino por una respuesta negativa, pero, como vimos, muchas voces y perspectivas disienten al respecto.

¿Enmarcar a la SEE como un paradigma kuhniano persistente o como un programa de investigación alternativo a la TEE son las únicas avenidas filosóficas para pensar en el cambio teórico o en las posibles resignificaciones cifradas en este marco conceptual? Considero que los filósofos de la biología debemos ir más allá del recurso relativamente fácil de recurrir a los ‘filósofos del canon’ (aunque no sea tan fácil reconstruirlos sin tergiversaciones) y a sus modelos de cambio científico. Un desafío más grande lo encarna la necesidad de postular nuevas ideas para pensar el cambio científico. La filósofa Siobhan Guerrero-Mc Manus (2018, p. 449), en una discusión reciente sobre los modelos de cambio científico, señala atinadamente que “[...] hoy se reconoce que las dinámicas sociohistóricas que se presentan a lo largo de la historia de la ciencia no admiten la búsqueda de modelos generales y válidos para toda ciencia, época y geografía”. Es necesario, pues, analizar de forma particular a la SEE, libres de la pretensión de derivar generalizaciones que sirvan para entender el cambio científico en la biología evolutiva en general.

---

<sup>100</sup> Debido a que queda fuera de los alcances de esta tesis, no revisaré la ‘epistemología evolucionista de las teorías científicas’, inspirada en autores como Karl Popper, Donald T. Campbell, Stephen Toulmin y David Hull, para analizar el caso de la SEE. Dicha visión de la epistemología naturalizada tiene como premisa central aplicar el modelo de eliminación y retención de la selección natural para explicar el cambio conceptual y científico (véase una revisión en Martínez & Olivé, 1997). Otra pregunta interesante, que por desgracia tampoco será abordada aquí, es cómo la SEE podría afectar la concepción misma de las epistemologías evolucionistas, si éstas dejaran de recurrir a la TEE como su fuente central de teorizaciones.

Concuerdo con el filósofo de la biología Alan Love (2010, p. 403) cuando afirma que no hay “una y única manera de pensar sobre la teoría evolutiva” (o teorías, yo añadiría), y que diversas perspectivas epistemológicas deben discutirse desde una postura pluralista (véase Kellert et al., 2006), cotejando las ventajas, desventajas, sesgos y valor heurístico de las alternativas en discusión. Como expone el filósofo Mario Casanueva (2014, p. 92) al respecto del debate de la SEE: “Quizá, las metáforas adecuadas no están en juego. Si se abandona la pretensión de la hegemonía, pueden surgir otras imágenes. Por ejemplo, una que contenga la imagen de un pluralismo o una alternancia de modelos”. En lo que sigue, propondré una mirada de análisis distinta que, más que pretender convencer a los lectores sobre su adecuación, apunta a que necesitamos pensar a la SEE desde avenidas no transitadas.

### III. 3. ‘Estructura’, redes dinámicas y metas epistémicas de la SEE<sup>101</sup>

Considero que el problema del cambio científico no sólo debe ser entendido en sentido restringido como un problema de cambio de teorías (ni sobre la ‘verdad’ ostentada por éstas o la justificación racional de las creencias), sino como un puente dialógico entre la historia y la filosofía de la ciencia (véase una discusión al respecto en Suárez-Díaz, 2015). Para los historiadores, este problema también implica la construcción de artefactos tecnológicos, de estabilización de fenómenos y efectos en el laboratorio, de transmisión y evolución de prácticas experimentales, del papel de las tradiciones en la reproducción del conocimiento, de los constreñimientos en el desarrollo de la ciencia, entre otras cosas (Suárez-Díaz, 2015). Un desafío para el filósofo de la ciencia que se enfrenta al problema del cambio teórico y conceptual es, en primera instancia, aceptar la historicidad de conceptos filosóficos como “teoría” o “marco conceptual”. Por ello, antes de adentrarnos en nuevas avenidas filosóficas para pensar a la SEE, es importante comenzar esta sección con una sucinta reflexión histórica.

La gestación y ulterior articulación de la Síntesis Moderna tuvo lugar en la misma época que el empirismo lógico, otrora una influyente e importante tradición en la

---

<sup>101</sup> Las propuestas de esta subsección tienen una deuda intelectual con las ideas filosóficas de Mario Casanueva, que me gustaría reconocer explícitamente aquí.

filosofía de la ciencia, ganaba preponderancia en el discurso internacional (para consultar recuentos históricos y filosóficos, véase, respectivamente, Smocovitis, 1996 y Callebaut, 2010). Los empiristas lógicos propugnaban por discursos prescriptivos para establecer estándares *a priori* sobre cómo hacer ciencia.<sup>102</sup> Pese a que no se reconoce con la debida frecuencia, los arquitectos de la Síntesis Moderna y los empiristas lógicos compartieron compromisos epistemológicos: ideales de una ciencia unificada y la predilección por estructuras explicativas compactas capaces de dar cuenta de numerosos y variados fenómenos (véase Delisle, 2009, capítulo 5). Pienso que existen vasos comunicantes entre este legado filosófico y las interpretaciones que retratan a la SEE como una unificación (una nueva estructura explicativa compacta) de conceptos dispares, fenómenos y disciplinas científicas que se articulan alrededor de un núcleo darwiniano (*i.e.* las visiones de Pigliucci, 2009a y Pievani, 2012; véase también Reiss, 2012).

Entre los biólogos evolutivos practicantes, hay una tendencia generalizada a pensar que “la teoría evolutiva [aquí refiriéndose a aquella acodada por la SM] es *una unidad cohesiva*, que mantiene en un paquete estructural único su contenido teórico” (Love, 2013, p. 327; énfasis añadido). Muchas posturas filosóficas que enarbolan el pluralismo epistemológico en la ciencia criticarían esa visión (véase Mitchell, 2003):

[...] el nuevo pluralismo ha abandonado tanto el implícito compromiso con un monismo teórico como el exagerado teoreticismo de autores como Kuhn y Feyerabend que concebían a las teorías como omnicomprensivas [...]; en oposición a esto, el nuevo pluralismo reconoce la complejidad del mundo como uno de los elementos que explican el porqué de recuentos tan diversos que, en ocasiones, dan lugar a representaciones encontradas ya que dicha complejidad demanda procesos de idealización y abstracción que necesariamente dejan de lado parte de esa complejidad y ello [...] puede dar lugar a recuentos en abierta y clara tensión (Guerrero-Mc Manus, 2018, p. 448).

A continuación, delinearé una interpretación alternativa que tome en cuenta las preocupaciones expuestas en las primeras páginas de esta sección.

---

<sup>102</sup> Según la historiografía tradicional, no fue hasta un par de décadas después que la ‘filosofía de la biología’, como la entendemos hoy en día (*v.gr.* Godfrey-Smith, 2014), echó raíces (Palma, 2015). Según este recuento, la filosofía de la biología, en sus etapas iniciales, integró aspectos, reformulaciones y críticas a los puntos ciegos de la disciplina; rechazó el determinismo, la idea de “leyes universales” para la biología y las epistemologías fisicalistas, aceptando, en su lugar, explicaciones históricas y probabilísticas (véase Mayr, 2004). Otra historiografía, más acorde con lo que expondré en la segunda mitad del capítulo V, puede encontrarse en Nicholson & Gawne (2015).

### III. 3. 1. Una interpretación alternativa de la SEE y las metas epistémicas de este marco conceptual

¿Pueden existir interpretaciones de la SEE que no compartan los compromisos epistemológicos anteriormente referidos (soterradamente legados desde el empirismo lógico), que no suscriban las visiones clásicas del cambio científico y que no conciban a la teoría(s) evolutiva(s) como paquetes unitarios perfectamente delimitados? Werner Callebaut (2010) ha caracterizado a la ‘evolución’ del pensamiento evolutivo, desde los albores de la SM, como una historia inconclusa de oposiciones dialécticas entre tendencias unificadoras y desunificadoras. En el caso específico de la SM, Callebaut (2010, p. 457) arguye que es más adecuado pensar en ésta como una “red flexiblemente estructurada de conceptos y modelos”, que siguiendo la conceptualización *bona fide* de “teoría” proveniente de tradiciones filosóficas sintácticas. Como Callebaut, en las últimas décadas muchos filósofos de la biología han rebatido la representación de la SM como una *teoría científica unitaria* (v.gr. Wasserman, 1981; Burian, 1988; Love, 2013).

Acorde a lo anterior, puede sugerirse que las discusiones en torno a la arquitectura conceptual de la SEE no deberían constreñirse a posturas ‘teoricistas’. Considero que la SEE no es capturada por una única teoría científica o siquiera se asemeja a una nueva estructura explicativa compacta que posea un núcleo unificado. La invocación de metáforas de ‘contención espacial’ (“spatial containment”) para retratar a la SEE (particularmente la imagen de elipses anidadas de Pigliucci o sus variantes que suponen que lo que se necesita para extender la SM/TEE es simplemente ampliar su cubeta de conceptos) se acompaña de otro supuesto no deseado: que su estructura teórica es relativamente simple, formada por un sistema organizado con un núcleo central y algunos satélites regionales (Love, 2013; véase también Love, 2017 para otras críticas sobre la inadecuación de las metáforas de contención espacial para caracterizar a las teorías biológicas). Como otro punto central de este análisis filosófico, invito a pensar que quizá la maduración de la estructura de la SEE no se caracterizará por un nuevo conjunto armonioso de teorías perfectamente consistentes (en contraste con lo que alguna vez que se afirmó sobre la SM, véase Mayr, 1963, p. 8); en su lugar, puede proponerse la imagen de una inmensa red de modelos y representaciones entretejidas que, instanciadas en diversas prácticas, se conecten y relacionen de múltiples formas.

En su reseña de Pigliucci & Müller (2010a), Handschuh y Mitteroecker (2012) insinuaron que la maduración de la SEE, en analogía con el desarrollo histórico de la SM, podría seguir etapas definidas: después de la expansión del marco conceptual previo mediante la adición de conceptos provenientes de innovadores campos de investigación (i.e. la segunda etapa de su periodización), un nuevo núcleo, mucho más diverso y con disminuida interdependencia entre sus componentes, se aceptaría por consenso, “integrando el espectro de conceptos a una red teórica que se asemeja a un telar”. Esta visión es distinta a la que delineé escuetamente arriba, ya que pensamos que la SEE podría articularse alrededor de una red paraconsistente de modelos, teorías evolutivas, prácticas científicas y sistemas de representación, con nodos y aristas que cambien de posición y centralidad como consecuencia de la construcción y estabilización de hechos y las discusiones en torno a las *metas epistémicas* de la biología evolutiva. Antes de profundizar más en esta propuesta es necesario clarificar la noción de metas epistémicas.

Las “metas epistémicas”, según el filósofo de la ciencia Ingo Brigandt (2010), corresponden a problemas científicos complejos que se componen de un conjunto de preguntas interrelacionadas. Brigandt (2010) reconoce que éstas son un sinónimo de lo que Alan Love llama “agenda de problemas” (“problem agenda” en inglés; véase Love, 2008; Love, 2010). Love (2010, p. 404) sugirió “una estructura erotética (que atañe a la formulación de preguntas) para la teoría evolutiva, que caracteriza a una síntesis de múltiples agendas de problemas exhibiendo relaciones complejas pero coordinadas” (véase también Love, 2017). Cada meta epistémica o agenda de problemas está asociada con ‘criterios de adecuación’ que, dado el estado del conocimiento empírico y conceptual de fondo, establecen estándares sobre lo que cuenta como una respuesta satisfactoria a esas preguntas que articulan las pesquisas científicas (*v.gr.* qué forma debe tomar una explicación satisfactoria para un fenómeno de interés; Brigandt, 2010).

A manera de ejemplo de esta noción: algunas de las metas epistémicas de Evo-Devo son la explicación de la evolucionabilidad de los sistemas biológicos (véase Hendriske et al., 2007; Brigandt, 2015; Wagner, 2015), de las novedades evolutivas en la constitución morfológica de los organismos (véase Brigandt & Love, 2010; 2012) y de la organización (ontogenética) de la complejidad fenotípica (véase Müller, 2019, p. 31).

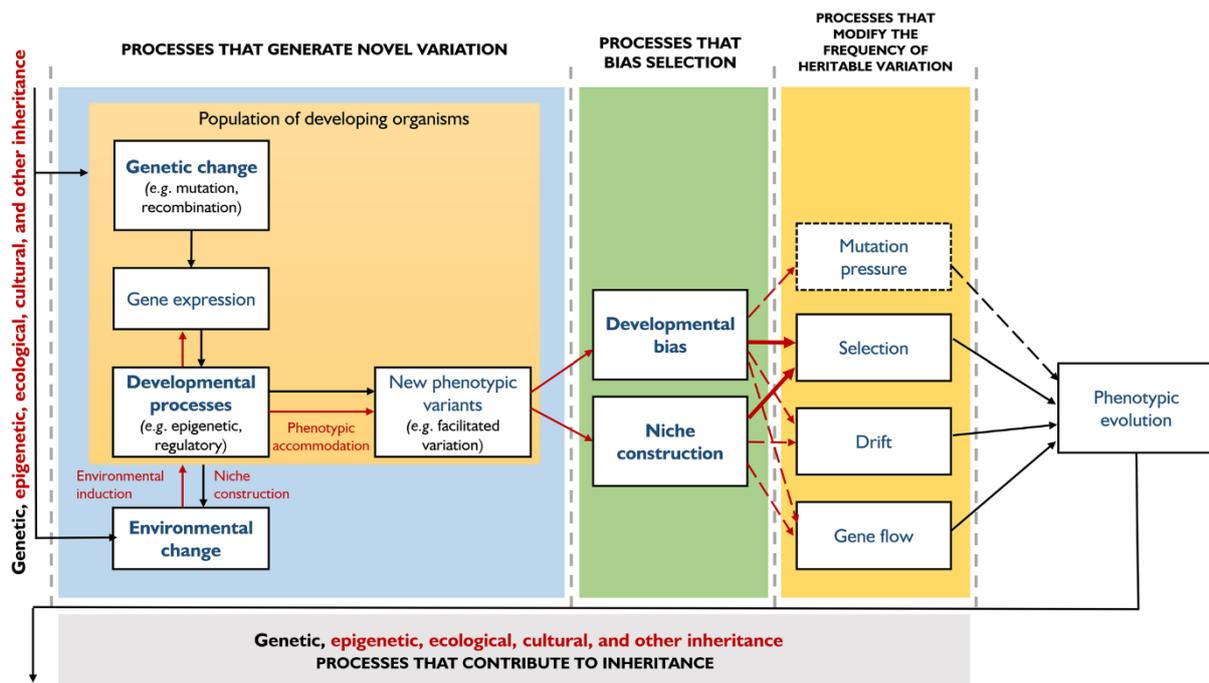
Para la SEE, una importante meta epistémica es suministrar explicaciones mecánicas de la evolución fenotípica (Pigliucci & Müller, 2010b, pp. 12–14); particularmente, explicaciones sobre el origen y el mantenimiento de variación fenotípica (a partir de fuentes genéticas y no genéticas) que está, al mismo tiempo, integrada funcionalmente con los sistemas ontogenéticos del organismo y es un potencial blanco de acción de la selección natural (Laland et al., 2015). De manera complementaria, otra meta epistémica para los proponentes de este marco conceptual (véase Laland et al., 2015) es la elucidación del papel que juega el organismo moldeando su propio desarrollo y evolución, y cambiando su entorno (y el de muchas otras especies vinculadas ecológicamente) con importantes y perdurables consecuencias evolutivas (un análisis detallado de las metas epistémicas de la SEE, y otros aspectos epistemológicos de este marco conceptual, puede encontrarse en Fábregas-Tejeda & Vergara-Silva, 2018a).

Regresemos a la propuesta filosófica de este trabajo: como planteé, la SEE podría articularse a partir de una red paraconsistente de modelos, teorías evolutivas, prácticas científicas y sistemas de representación, con nodos y aristas que cambien de posición y centralidad como consecuencia de la construcción y estabilización de hechos y las discusiones en torno a las *metas epistémicas* particulares de este marco conceptual. En este esquema, los elementos (neo-)darwinianos clásicos como la selección natural no se localizarían en el centro o ‘núcleo’ de esta red difusa (pues no habría tal cosa), si no que serían ‘hubs’ en un sistema conceptual de conexiones mucho más inclusivo y distributivo. Esta arquitectura conceptual de la SEE podría permitir la exploración de otros esquemas de causalidad (como la causalidad multinivel *sensu* Martínez & Esposito, 2014), que juzgo pertinentes para confrontar la complejidad ontológica de los procesos biológicos (p.ej. la morfogénesis) que involucran propiedades sistémicas a través de varios niveles de organización. En esta visión, algunas regiones locales de la red dinámica serían más robustas que otras, pero ninguna permanecería estrictamente fija e invariable.

Una posibilidad que valdría la pena explorar en futuros trabajos es que, en un momento dado en el tiempo, podría haber más de una configuración topológica de la SEE existiendo simultáneamente. Para Love (2013, p. 332), en la biología evolutiva es posible encontrar: “[...] una multiplicidad de estructuras teóricas construidas a partir de

la heterogeneidad de metas epistemológicas y metodológicas”. Si la SEE es adoptada por múltiples comunidades epistémicas que persigan distintas metas epistémicas (con distintos trasfondos disciplinares y enfoques metodológicos) sería posible tener múltiples estructuras epistémicas.

En los últimos años, algunos proponentes e impulsores de la SEE han emprendido esfuerzos para delinear de manera sistemática la “estructura” emergente de este marco conceptual, mismo que en el pasado fue retratado como un cambio cuasi-revolucionario en la biología evolutiva (véase la postura “Sí, urgentemente” en Laland et al., 2014), y que ahora se presenta como una alternativa heurística e interpretativa mucho más matizada que suscribe la pluralidad de procesos evolutivos (Laland et al., 2015). De cualquier forma, la representación de su estructura emergente de la SEE según Laland et al., (2015) no se muestra tan compacta y prolija como una sola teoría (véase Figura 9), y remite a una imagen mucho más compleja que puede interpretarse como una red difusa. Como discutí previamente (sección III.1.1), el armazón de la SEE está compuesto por cuatro áreas de investigación con temas convergentes: la plasticidad ontogenética, la herencia inclusiva, la construcción de nicho y la biología evolutiva del desarrollo; en éste, se enfatiza el papel de procesos constructivos en el desarrollo y la evolución, una concepción ampliada de herencia transgeneracional que acoge canales hereditarios no-genéticos, y representaciones recíprocas de la causalidad (Laland et al., 2015). En mi opinión, el artículo científico aludido constituye un valioso primer esfuerzo para edificar una ‘estructura’ para la SEE, ya que una de las principales críticas que recibe desde múltiples trincheras es que la noción de una “síntesis extendida” es sólo una etiqueta grandilocuente que carece de un hilo conductor, más allá de combatir al “hombre de paja” del genocentrismo (véase Pievani, 2016a); sin embargo, considero que algunos malentendidos epistémicos surgen del uso ambiguo del término “estructura” en ese texto, un concepto filosófico delicado. Los desafíos y críticas que la SEE le destina a la TEE se refieren a “cómo la teoría evolutiva está estructurada y no simplemente a si se debe incluir más contenido” (Love, 2017, p. 161). El análisis de algunos aspectos epistemológicos de las ciencias involucra trazar una distinción entre la “estructura” y el “contenido” de teorías, modelos y marcos conceptuales.



**Figura 9.** La supuesta “estructura” de la SEE de acuerdo con Laland et al. (2015). En esta reproducción, se mantienen los conceptos y las flechas sólidas/punteadas que aparecieron en la original, con la indicación en distintos colores de los procesos interactuantes que generan nueva variación (rectángulo azul), sesgan a la selección (rectángulo verde), modifican la frecuencia de variación heredable (rectángulo amarillo) y contribuyen a la herencia inclusiva transgeneracional (rectángulo gris). El rectángulo color durazo demarca las fronteras de una población de organismos en desarrollo. Los términos mostrados en rojo son aquellos que, enfatizados por la SEE, están ausentes en o han sido relegados a un segundo plano por la TEE. En el diagrama original, Laland et al. (2015) parecen confundir las unidades epistémicas que formarían la ‘estructura’ de la SEE con la ontología extendida de procesos evolutivos que defienden. Imagen reproducida de Fábregas-Tejeda & Vergara-Silva (2018a, p. 176).

Reflexiones en torno a la estructura de las teorías científicas, por ejemplo, atañen a la naturaleza misma de éstas (véase Love, 2010; 2017) y a preguntas de la siguiente índole: ¿cómo está organizado el conocimiento dentro de un dominio conocido como ‘teoría x’?, ¿la organización del contenido de una teoría particular se asemeja a otras teorías científicas?, ¿qué paralelismos y qué diferencias pueden detectarse cuando se comparan teorías científicas?, ¿deberían seguirse lineamientos epistémicos para organizar los contenidos de las teorías científicas?, etcétera.

Para los filósofos de la ciencia, tres familias de perspectivas sobre la estructura de las teorías científicas resultan operativas (Winther, 2015a): (i) la visión sintáctica (en donde las teorías se conciben como colecciones axiomatizadas de proposiciones, *i.e.*

reconstrucciones lógicas de estructuras lingüísticas); (ii) la visión semántica o semanticista (que conceptualiza a las teorías como familias de modelos susceptibles de ser introducidos de diversas maneras semánticamente significativas);<sup>103</sup> y (iii) la visión pragmática (según la cual las teorías se conciben como entidades amorfas y complejas, fuertemente atadas a su función y contexto, compuestas de forma variable por enunciados, modelos, ejemplares, problemas, estándares, habilidades y prácticas). Sin importar qué concepción de las teorías científicas se considere más acertada, un punto común es que el *contenido* de éstas siempre se organiza en *unidades epistémicas* (que pueden ser proposiciones, modelos, ejemplares, etcétera, dependiendo de la visión filosófica acerca de la composición y organización de las teorías) que se relacionan entre sí de formas definidas, lo que delinea sus *estructuras*.<sup>104</sup>

La pretendida “estructura” de la SEE en el esquema de Laland et al. (2015) presenta las relaciones entre causas evolutivas clásicas (*v.gr.* selección natural, deriva génica) y clases adicionales de procesos que ahora se admiten como causas evolutivas legítimas (incluyendo aquellos que generan nueva variación, sesgan a la selección y contribuyen a la herencia, *p.ej.* sesgos ontogenéticos, construcción de nicho y acomodación fenotípica). La ambigüedad de esta caracterización de la “estructura” de la SEE reside, en parte, en la incierta organización de ese conjunto ampliado de procesos evolutivos interrelacionados (*i.e.* estrictamente hablando, el *contenido* de dicho marco conceptual) en unidades epistémicas como modelos, conceptos, teorías<sup>105</sup> y/o distintas representaciones que se conecten y vinculen de maneras definidas. En Laland et al.

---

<sup>103</sup> En el enfoque semanticista, los modelos se conciben como “*estructuras conceptuales que pueden ser (re)presentadas de maneras muy diversas*: como estructuras topológicas de un determinado espacio de estados, mediante estructuras definidas por una oración o predicado formulado en el lenguaje de la teoría de conjuntos, como grafos conceptuales a la manera de la teoría de categorías, e incluso sin otorgarles ninguna forma matemática determinada” (Casanueva, 2005, p. 38; énfasis en el original). Ninguna formulación lingüística de los modelos tiene un estatuto privilegiado en la concepción semántica.

<sup>104</sup> Cuando se piensa en la estructura de marcos conceptuales más amplios que una teoría (por ejemplo, en la visión de hiperteorías de Wassermann, 1981), las teorías también pueden considerarse unidades epistémicas que se relacionan entre sí.

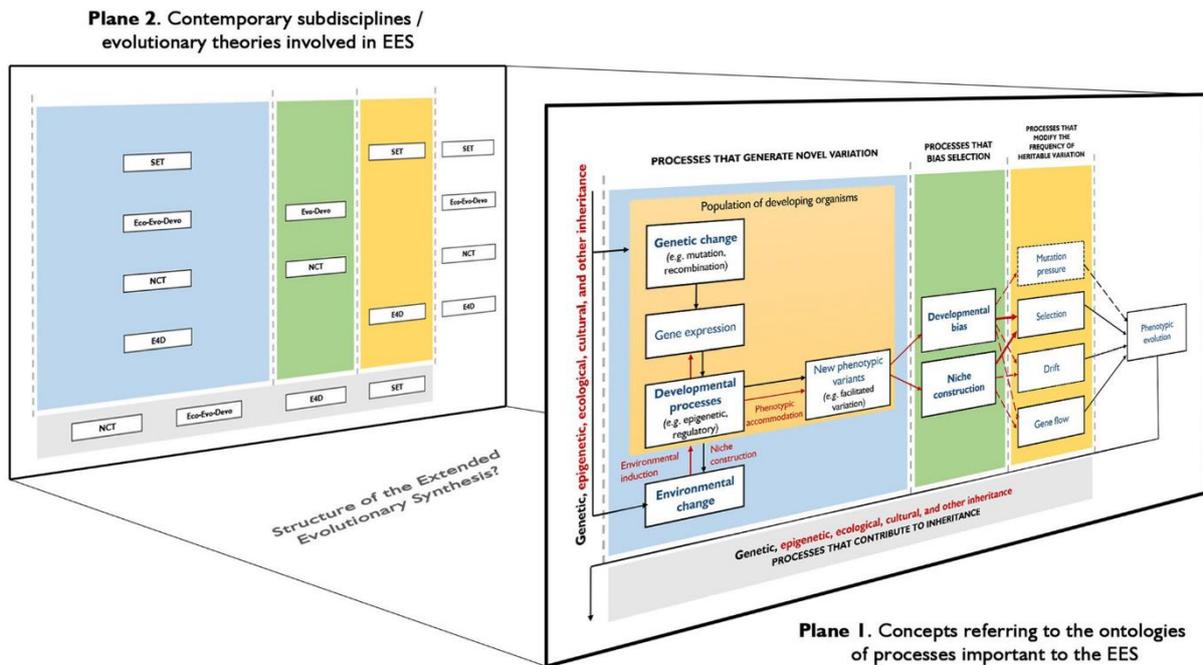
<sup>105</sup> Como se ha revisado en este capítulo, hay, por lo menos, elementos de cuatro teorías evolutivas en juego en la SEE: el proceso epónimo de la teoría de construcción de nicho (Odling-Smee et al, 2003), la acomodación genética y la hipótesis de los “genes como seguidores” de las teorizaciones de West-Eberhard (2003), la noción de herencia inclusiva de la teoría de las cuatro dimensiones hereditarias de Eva Jablonka y Marion Lamb (en Jablonka & Lamb, 2007a se sostiene la tesis de que su libro “*Evolution in Four Dimensions*” se ajusta al estatus de “teoría”; véase Jablonka & Lamb, 2014 para la edición revisada y aumentada de dicha obra) y la visión de paridad causal de la Teoría de Sistemas en Desarrollo (Oyama, 2000). El caso de la biología evolutiva del desarrollo se discutirá en el siguiente apartado de esta tesis.

(2015) no hay una clara diferenciación entre el contenido de la SEE y su estructura (en el sentido discutido anteriormente). Expandir temáticamente un marco conceptual al reconocer clases adicionales de procesos evolutivos interrelacionados no basta para entender los cambios que estos nuevos componentes traen a su estructura: la clarificación de cómo el conocimiento sobre los procesos de la evolución está siendo organizado en distintas unidades epistémicas conectadas (*i.e.* cómo el contenido se estructura) es necesaria. Una cita de Love (2013, p. 328) es instructiva y atinente a este asunto: “[...] nuevos hallazgos y desarrollos conceptuales pueden involucrar la reorganización o el rearrreglo de los componentes teóricos, incluso si no ‘derrocan’ los cimientos existentes. Parte del llamado a una SEE podría ser una queja sobre *cómo la teoría evolutiva organiza el conocimiento biológico y guía la investigación*, no sólo sobre si contiene todas las partes relevantes” (énfasis añadido).

En la Figura 10, con dos planos separados pero coordinados, intenta representarse que la ‘estructura’ concreta de la SEE aún no ha sido explicitada. La clarificación de la estructura de la SEE requiere de precisar cómo exactamente el estudio y las explicaciones de los procesos evolutivos (desde la selección natural a la construcción de nicho y los sesgos ontogenéticos) están siendo organizadas en unidades epistémicas y cómo se relacionan entre ellas.<sup>106</sup> ¿Cuál es la topología actual de la red dinámica que vertebra a la SEE? La estructura de la SEE está ausente en la Figura 10 pero emergería en la interfase de los dos planos. Este análisis preliminar apunta a una arquitectura conceptual que se asemeja a una red difusa (o quizá a más de una red) de múltiples unidades epistémicas derivadas de distintas subdisciplinas y teorías/modelos evolutivos en un diálogo complejo y pluralista, que están articuladas por metas epistémicas (*sensu* Brigandt) en común. En la siguiente sección me gustaría ahondar en el problema filosófico del tipo de ‘integración’ que está en juego para constituir a la SEE.

---

<sup>106</sup> Es útil recordar también la argumentación semanticista del filósofo de la ciencia venezolano Carlos Ulises Moulines: “La identificación completa de una teoría no es posible a menos que sepamos qué clases de relaciones interteóricas ella tiene con otras teorías, y recíprocamente, no podemos elucidar tipos particulares de relaciones interteóricas de manera completamente adecuada si no sabemos qué estructura tienen de hecho las teorías mutuamente relacionadas” (Moulines, 2011, p. 44).



**Figura 10.** Ilustración que muestra que la “estructura” de la SEE aún no ha sido precisada. A la derecha, se despliega un plano que acomoda conceptos que se refieren a procesos evolutivos relevantes (*i.e.* causas interrelacionadas de la diversidad fenotípica), que para Laland et al. (2015) constituye la “estructura” de la SEE (pero sólo refleja su contenido); a la izquierda, un espacio no-historizado de disciplinas y teorías/modelos evolutivos que han explorado o han sido propuestos para explicar algunos de los procesos representados en el otro plano. La ilustración utiliza el mismo código de colores que la Figura 9; aquí, reflejan correspondencias entre los dos planos al respecto de cómo las subdisciplinas y teorías/modelos evolutivos han intentado explicar algunos de los procesos representados con los mismos colores. SET: Teoría evolutiva estándar; Evo-Devo: biología evolutiva del desarrollo; Eco-Evo-Devo: ecología evolutiva del desarrollo; NCT: teoría de construcción de nicho; E4D: el marco teórico del libro de Jablonka y Lamb “*Evolution in Four Dimensions*”.

### III. 4. Integración explicativa en la SEE

¿Qué exactamente está siendo ‘integrado’ en la ‘Síntesis Evolutiva Extendida’? Como argumenté en la sección precedente, ¿estamos presenciando la reunión de teorías, modelos, conceptos y/o explicaciones? ¿O se trata, mas bien, de campos o disciplinas completas que están coalesciendo para constituir a la SEE? De forma general, muchos académicos favorecen la segunda respuesta, declarando que la integración disciplinar es de suma importancia y que, en la mayoría de las ocasiones, antecede a préstamos de teorías, conceptos e ideas. La asunción de fondo es que las disciplinas científicas deben ser integradas antes de que las teorías, conceptos y prácticas puedan circular y reconfigurarse. Por ejemplo, el filósofo Philippe Huneman (2017, p. 70) recientemente

argumentó que una forma de entender los diversos desafíos de ‘extensión’ de la SM es que éstos buscan “unir todas las disciplinas biológicas relacionadas con la evolución [...] en un marco teórico único”. En la misma dirección, la filósofa Maria Kronfeldner (2010, p. 111) sostuvo que muchas llamadas a ‘extender’ la SM (incluyendo a la SEE) se asientan en un sesgo epistémico implícito: un sesgo que favorece la ‘unidad’ en lugar de la ‘diferencia’; y, entre los cuatro tipos de síntesis que ella distingue para el caso de la investigación en evolución cultural, el primero resuena con la que ha sido la postura de muchos defensores de la SEE: la integración (pretendidamente consistente) de distintos campos de investigación evolutiva. En algunas ocasiones se considera que los cuatro pilares de la SEE discutidos en Laland et al., (2015; véase sección III. 1.1), no sólo son conceptuales sino también disciplinares.<sup>107</sup>

Aunque lo anterior resulte intuitivo para muchos científicos y algunos filósofos, la integración de disciplinas (o la formación de nuevas disciplinas o espacios transdisciplinarios) no es un asunto trivial y que concierne exclusivamente al ámbito de las teorías y conceptos. Las disciplinas son estructuras en donde las dimensiones sociales (que involucran identidades socio-profesionales encarnadas en instituciones) y epistémicas de las ciencias se encuentran complejamente entrelazadas (véase Suárez-Díaz, 2017, capítulos 1 y 8).<sup>108</sup> Las disciplinas engloban teorías, modelos, prácticas, estilos de razonamiento, infraestructuras materiales y ensamblajes sociales organizados; aunque muchos de estos componentes puedan ser compartidos por dos campos que buscan integrarse, pueden surgir barreras teóricas por las idiosincrasias conceptuales de cada uno o la integración puede verse obstaculizada por elementos sociales o materiales (sobre el tipo de integración que podría desembocar en la formación de disciplinas, véase Suárez-Díaz, 2009). Yo no considero que la SEE se esté articulando a partir de la integración de disciplinas; por el contrario, la SEE está *indisciplinada* y abierta a variar en su composición epistémica en los próximos años (mediante cambios en la identidad

---

<sup>107</sup> Esto podría representar un error categorial pues, de los cuatro pilares de la SEE (*sensu* Laland et al., 2015) sólo la biología evolutiva del desarrollo podría contar como disciplina científica (por las estructuras sociales asociadas, como revistas especializadas, cátedras, sociedades científicas y congresos internacionales). Del mismo modo, la TCN y el estudio de la plasticidad y la herencia inclusiva se sitúan en categorías distintas, que son difíciles de precisar, pero que de ningún modo corresponden al estatus de ‘disciplina científica’.

<sup>108</sup> La formación y disolución de las disciplinas científicas ha sido materia de reflexión histórica en las últimas décadas (véase, por ejemplo, Lenoir, 1993).

de los nodos y/o en su topología), de acuerdo con las discusiones que graviten alrededor de sus metas epistémicas.

Filósofos de la ciencia como Ingo Brigandt (2010) han argumentado que pueden presentarse casos de '*integración explicativa*' sin la fusión de campos/disciplinas científicas completas. Esta noción se refiere, *grosso modo*, a la integración de ideas y explicaciones de distintas disciplinas y áreas de investigación para dar explicaciones generales de fenómenos complejos (Brigandt, 2010). En lugar de asumir que la integración consiste en una unión estable entre disciplinas (una visión defendida antiguamente por Darden & Maull, 1977, entre otros), ésta puede pensarse, para el caso de la SEE, de una forma mucho más flexible si tomamos como punto partida las metas epistémicas compartidas que guían las pesquisas científicas (Brigandt, 2010, p. 307).

En el caso de la integración explicativa que se está suscitando en el seno de la SEE, de acuerdo con la propuesta que delineé páginas arriba, diversas unidades epistémicas (como modelos y prácticas) provenientes de Evo-Devo, de la teoría de construcción de nicho, de la teoría de sistemas en desarrollo, del estudio de la herencia inclusiva y de la plasticidad fenotípica, e incluso de la genética de poblaciones, están articulándose alrededor de ciertas metas epistémicas compartidas para configurar los contornos de este marco conceptual.

Al mismo tiempo, no hay una síntesis completa, una fusión en un mismo crisol, de todos los elementos de cada uno de los pilares de la SEE: sólo ciertos elementos de cada uno están siendo movilizados para delinear al marco conceptual defendido por Laland y colaboradores. Por dar un par de ejemplos: las '*mutaciones interpretativas*' (*sensu* Jablonka & Lamb, 2014) no se mencionan; las '*cadenas de construcción*', elemento gráfico central para representar los bucles causales de retroalimentación positiva en la TCN (véase Laland & O'Brien, 2012), no han sido vinculadas con la concepción de '*causalidad recíproca*' de la SEE; la epistasis y la extinción (importantes para los defensores de la TEE) no han sido tomados con suficiente seriedad (según Wray et al., 2014).

De nueva cuenta, esto podría ser un reflejo de lo que Brigandt (2010) ha propuesto como el componente central en la integración explicativa: "[...] resolver un problema complejo [una meta epistémica] no necesita requerir de la síntesis estable de

diferentes campos biológicos o del desarrollo de genuinas teorías intercampo, ya que unidades epistémicas más pequeñas [conceptos, explicaciones, métodos] de disciplinas tradicionales pueden relacionarse exclusivamente por los propósitos de un problema específico” (p. 308; texto entre corchetes añadido). En la siguiente subsección, analizaré el caso de la integración de algunos elementos de la biología evolutiva del desarrollo en la SEE. En el sentido de la epistemología de la integración explicativa de Brigandt, podemos preguntarnos: ¿qué unidades epistémicas de Evo-Devo están presentes en la arquitectura emergente de la SEE?

### *III.4.1. Unidades epistémicas de Evo-Devo en la SEE*

Hoy la Biología Evolutiva del Desarrollo acoge bajo una misma bóveda artesonada diversas agendas de investigación (Müller, 2007a), carece (pero no adolece) de un eje metodológico preponderante (Laubichler, 2007) y se compone de una pluralidad de estilos investigativos negociando intensamente entre sí (Winther, 2015b). Análogamente a lo que fue analizado para el caso de la SM (*vide supra*), los retratos que pintan a la biología evolutiva del desarrollo como una (única) teoría unificada resultan dudosos (véase discusiones críticas en Nuño de la Rosa, 2014; 2017): “[...] la identidad de evo-devo como una disciplina no consiste en ser una teoría, sino que deriva de la búsqueda de metas epistémicas específicas, como la explicación de la evolucionabilidad, la novedad evolutiva o la homología” (Nuño de la Rosa, 2017, p. 396).<sup>109</sup> Asimismo, el

---

<sup>109</sup> Sin embargo, es importante destacar que hay filósofos que defienden que la diversidad de enfoques, directrices metodológicas y conceptos de Evo-Devo puedan ser encapsulados en una teoría. Al respecto de la contribución que la biología evolutiva del desarrollo podría traer a la biología evolutiva, Caponi & Martínez (2018) responden: “[...] esa innovación no conlleva una impugnación de aquello que la Nueva Síntesis consideró como sus conquistas más relevantes. Estamos, más bien, ante una gran transformación que tiene la forma de una concertación a ser articulada y no la forma de una revolución ante la cual sólo quepa plegarse o resistirse” (p. 275). Estos autores asumen que existe (o potencialmente puede existir) una teoría que vincule los divergentes frentes de Evo-Devo y ahondan al respecto de su relación con los marcos tradicionales del evolucionismo: “Esa nueva teoría está [...] diseminada y tácitamente supuesta en los desarrollos conceptuales y en los resultados empíricos producidos por la Evo-Devo. Pero, si prestamos atención a los problemas que esos desarrollos y esos resultados pretenden resolver, podremos ver que se trata de problemas que pueden ser planteados y resueltos, [...] con relativa independencia de la propia Teoría de la Selección Natural. Se trata [...] de problemas que responden a preguntas que la Teoría de la Selección Natural no sólo no procura, ni precisa, responder; sino que además tampoco permite plantear. Esa diferencia de objetivos epistemológicos [...] es muy importante” (*ibidem*, p. 276). Los “objetivos epistemológicos” de los que hablan los autores guardan una semejanza con las metas epistémicas a las que se refieren Laura Nuño de la Rosa e Ingo Brigandt (sin embargo, ellos se los adjudican a una teoría, en lugar de a la totalidad de una disciplina científica). Caponi & Martínez (2018) plantean que la biología

campo ha experimentado una expansión vertiginosa con la incorporación de conceptos y herramientas técnicas de numerosas subdisciplinas, incluyendo la genómica, la genética cuantitativa, el estudio de la plasticidad ontogenética, la ecología, la paleontología, la biología de sistemas, la biología teórica y computacional, las ciencias del comportamiento, la genética de poblaciones, y un largo etcétera (Abouheif & Sears, 2015); como consecuencia de esto, las fronteras de la biología evolutiva del desarrollo se han desdibujado. Ésta es una de las razones que explican por qué ha resultado tan elusiva la integración formal de Evo-Devo dentro de la síntesis evolutiva actual o en la SEE, además de la carestía de profundas reflexiones teóricas y epistémicas sobre sus alcances y contornos, que después de un par de décadas de intensos debates han amainado (Fusco, 2015; véase también Müller, 2019, p. 29). A pesar de sus incertidumbres epistémicas, el campo ha alcanzado un alto grado de madurez y recientemente se le ha retratado como una “zona de intercambio” (*sensu* Peter Galison)<sup>110</sup> debido a la compleja co-existencia de una “variedad de disciplinas, estilos, y paradigmas negociando fuertemente entre sí” (Winther, 2015b, p. 459).

En Müller (2014, p. 119), el embriólogo evolutivo vienés sostuvo que Evo-Devo “esculpe a la síntesis extendida”, aludiendo a que ésta aporta las contribuciones teórico-conceptuales ancilares para la construcción de la SEE. Lo mismo ha afirmado Armin Moczek, otro famoso evo-devoísta y adalid de la SEE, en un texto de reciente aparición (véase Moczek, 2019, p. 26). Me parece legítimo cuestionar la validez de dichas aserciones y, mediante el análisis de las fuentes primarias disponibles sobre la SEE y Evo-Devo, puede aportarse evidencia que las respalde o impugne. La coyuntura actual es conveniente para comenzar a formular preguntas sobre las relaciones formales entre Evo-Devo y la SEE: ¿cuántos elementos de la disciplina se encuentran presentes en las caracterizaciones actuales sobre la ‘estructura’ de la SEE? ¿Cómo están contribuyendo los temas y conceptos clave de Evo-Devo a moldear y alterar las trayectorias del emergente marco conceptual? ¿Qué temas y conceptos clave de Evo-Devo están camuflados o permanecen ausentes de la SEE? ¿Cómo los científicos de la bullente

---

evolutiva del desarrollo y la teoría de la selección natural sustentan dos *ideales de orden natural* (*sensu* Stephen Toulmin) distintos y, por tanto, persiguen objetivos explicativos que no se sobrelapan, y que sin embargo son, en última instancia, complementarios y reconciliables.

<sup>110</sup> Una elaboración detallada de cómo el filósofo e historiador de la física Peter Galison entiende a las “zonas de intercambio”, puede consultarse en Galison (1999).

comunidad internacional de Evo-Devo están usando (o absteniéndose de usar) el marco conceptual de la SEE en el diseño de experimentos y/o en la interpretación de datos empíricos?

Recordando la aseveración de Müller (2014), podría pensarse que, si Evo-Devo esculpe a la SEE, la noción de “desarrollo constructivo” o la visión de causalidad recíproca (subsección III.1.2) serían contribuciones directas de esta disciplina científica. Sin embargo, esto no parece ser así. Para los biólogos del desarrollo y los biólogos evolutivos del desarrollo, la noción misma de “desarrollo”, el *locus* de sus pesquisas, es asaz problemática (véase Minelli & Pradeu, 2014). En las infrecuentes ocasiones en las que recurren a la caracterización o definición del concepto, y no lo dan por sentado o lo tratan como una “caja negra”, sostienen una multiplicidad de conceptos heterogéneos y utilizan definiciones operacionales de “desarrollo” (Pradeu et al., 2016). Pocos evo-devoístas conceptualizan a los organismos en desarrollo como sistemas jerárquicos (en los que diferentes niveles de organización interactúan de maneras complejas) que surgen de procesos co-constructivos y no como meros productos de programas genéticos cerrados o abiertos limitadamente a influjos ambientales; incluso un menor número de practicantes de esta disciplina aceptarían el principio de ‘paridad causal’ (que es central en la teoría de los sistemas en desarrollo y parece serlo para Laland et al., 2015). En la misma tónica, se ha sugerido que en la mayor parte de las investigaciones contemporáneas sobre Evo-Devo, tanto la genética como la genómica (con sus sofisticadas técnicas y tecnologías moleculares) han desplazado al desarrollo a los márgenes del discurso y de las explicaciones (Diogo, 2016). Empleando las palabras de Armin P. Moczek (2012, p. 116), en el Evo-Devo contemporáneo vemos “demasiados genes, poco desarrollo”. En el estilo de investigación dominante de Evo-Devo, los cambios fenotípicos se explican a partir de alteraciones en la organización funcional de redes genéticas regulatorias que “controlan” el desarrollo de los caracteres morfológicos de los *baupläne* (o *unterbaupläne*) de los organismos, generalmente a través de la coopción, duplicación o modificación de módulos de regulación en *cis* que intervienen en la expresión diferencial de productos génicos cruciales (véase, por ejemplo, Carroll, 2008; Peter & Davidson, 2011). De nuevo constatamos que una visión de la causalidad

(esta vez sostenida por la mayoría de los evo-devoístas) tiene injerencia en la configuración del campo semántico de la noción de “desarrollo” (véase sección III.1.2).

Como fue discutido en la sección III.1.2, la visión del ‘desarrollo constructivo’ de la SEE reconoce que los organismos se auto-construyen durante su ontogenia “usando una gran variedad de recursos interdependientes” (Laland et al. 2015, p. 6), respondiendo, integrando y moldeado las señales del ambiente, sin acatar las pautas rígidas de un programa codificado en el genoma. Esta visión no se deriva enteramente de Evo-Devo, sino que abreva de diversas fuentes complementarias: primordialmente de la teoría de sistemas en desarrollo (Oyama, 2000), de la psicología del desarrollo y estudios de cognición y conducta (Gottlieb, 1992; West & King, 1987), y del estudio de la plasticidad fenotípica (West-Eberhard, 2003).

Por otro lado, no todos los conceptos que, a lo largo de la historia reciente de la disciplina, han sido considerados como importantes o como elementos cruciales de las explicaciones de corte evo-devo o devo-evo, están presentes en el estado actual de la SEE. Un tema recurrente en el artículo de Laland y colaboradores de 2015 es el supuesto de que la variación fenotípica puede sesgarse por los procesos y las dinámicas del desarrollo, encauzando la evolución de ciertas formas funcionales (al aumentar su probabilidad de ocurrencia) y restringiendo el espacio posible de formas realizadas. La noción de sesgos ontogenéticos es la unidad epistémica mayormente movilizada en la discusión sobre la ‘estructura’ y los supuestos epistémicos asumidos por la SEE (véase también Uller et al., 2018). Un tema importante para Evo-Devo, la ‘variación facilitada’ (según la teoría propugnada por los biólogos Marc Kirschner y John Gerhart; véase Kirschner & Gerhart, 2005; 2010), es usada como un andamiaje conceptual para explicar la existencia de los sesgos ontogenéticos dentro de la SEE: los ‘procesos nucleares’ del desarrollo (desde mecanismos subcelulares hasta tisulares, *p.ej.* la formación de microtúbulos o la vascularización durante la organogénesis) exhiben simultáneamente una gran robustez y comportamientos exploratorios que les permiten estabilizar y seleccionar ciertos estados sobre otros (Laland et al., 2015, p. 3).

Además, otros temas centrales para Evo-Devo se mencionan sólo de forma marginal a lo largo de la discusión de Laland y colaboradores (2015): por ejemplo, se

reconoce escuetamente la ‘reconfiguración de patrones ontogenéticos’ (*sensu* el evo-devoísta Wallace Arthur, 2011, parte 2)<sup>111</sup> y la naturaleza ‘modular’ de los sistemas en desarrollo (p. 3). En el *corpus* del texto, sólo una vez se destaca la importancia de la “evolucionabilidad” (p. 3), pese a ser señalado por muchos autores como un tema de importancia capital para la biología evolutiva (véase Wagner, 2015; Brigandt, 2015). Las ideas provenientes de Evo-Devo que están reflejadas en la SEE representan una pequeña fracción de los temas y conceptos que, en las últimas décadas, han sido considerados como fundamentales o importantes. En la Tabla 1 muestro una lista no exhaustiva de ellos. De todos los elementos enlistados, sólo las nociones evo-devoístas de ‘sesgos ontogenéticos’ y ‘variación facilitada’ se han desplegado en el marco conceptual de la SEE (Laland et al., 2015) como unidades epistémicas consistentes; en menor grado, se han movilizado las nociones de ‘evolucionabilidad’ y ‘modularidad’.

El potencial para incluir un mayor número de unidades epistémicas de Evo-Devo en la SEE es, pues, enorme (y lo mismo sucede con la TCN, las visiones de herencia inclusiva y el estudio de la plasticidad fenotípica). La estructura emergente de la SEE, en estos momentos, resulta flexible, abierta y mudable, y, por tanto, argumento que los nodos de la red pueden cambiar de posición (o incluso elidirse) según los derroteros de las discusiones de la biología evolutiva. Por ello, la SEE no representa una extensión *bona fide* de la SM en el sentido epistemológico (adicionando elementos a un sólido núcleo neodarwiniano), pues sólo ciertas unidades epistémicas de los pilares previamente aludidos (incluyendo algunos elementos de la TEE) están siendo movilizadas por los proponentes de este marco conceptual. Los factores aglutinantes de todos estos nodos de la red son las metas epistémicas compartidas.

---

<sup>111</sup> Lo anterior se refiere a la categorización genérica de las variaciones, controladas por redes de regulación genética, en el *tempo*, localización, tipo y cantidad de los productos génicos y sus patrones de expresión durante el desarrollo embrionario: los fenómenos de heterocronía, heterotopia, heterotipia y heterometría, respectivamente.

**Tabla 1.** Una lista no exhaustiva de los temas que, en algún punto de la historia de la biología evolutiva del desarrollo, han sido considerados de importancia central para la disciplina.<sup>112</sup> En negritas se señalan los temas que Laland et al. (2015) movilizaron consistentemente en su discusión sobre la SEE.

<b>Sesgos ontogenéticos</b> (Müller, 2014; Uller et al., 2018)	<b>Variación facilitada</b> (Kirschner & Gerhart, 2005; Müller, 2014)	<b>Evolucionabilidad</b> (Hendriske et al., 2007; Müller, 2007b; Wagner, 2015)
Plasticidad ontogenética (Sommer, 2009)	<b>Modularidad</b> (von Dassow & Munro, 1999; Callebaut & Rasskin-Gutman, 2005)	Simbiosis ontogenética (Gilbert et al., 2015)
Homología (Wagner, 2014) / Pensamiento 'homológico' (Wagner, 2016)	Homología profunda (Shubin et al., 2009)	Redes de identidad de carácter (Wagner, 2007; Wagner, 2014)
Pleiotropía (Pavličev & Wagner, 2012)	Robusteza (Bateson & Gluckman, 2011)	Caja de herramientas genética (Wilkins, 2014)
Reconfiguración de los patrones ontogenéticos (Arthur, 2011)	Heterocronía (McKinney & McNamara, 1991)	Evolución de redes genéticas regulatorias (Davidson, 2006; Carroll, 2008)
Tríada de innovación (originación, innovación, novedad; Müller & Newman, 2005)	Innovación epigenética (Müller, 2014)	Módulos de formación de patrones dinámicos (Newman & Bhat, 2008; Newman, 2010)
Propiedades autoorganizativas de los sistemas ontogenéticos (Newman, 2003)	Plan corporal (Arthur, 1997)	Deriva de los sistemas en desarrollo (True & Haag, 2001)
Etapa filotípica/ Reloj de arena ontogenético (Irie & Kuratani, 2014; Wagner, 2015)	Coopción génica (Arthur, 2002)	Selección interna (Arthur, 2002)
Emergencia (Müller, 2007b)	Atrincheramiento generativo (Arthur, 2002)	Organización (Müller, 2007b)

<sup>112</sup> Muchos de estos temas se sobrelapan, por lo que no todas las casillas deben considerarse como unidades epistémicas perfectamente diferenciadas.

### III. 4. 2 Notas filosóficas adicionales sobre la ‘integración’

Como vimos en este capítulo, no toda la ‘integración’ en las ciencias debe conceptualizarse bajo el lente de la “unificación” que, durante buena parte del siglo XX, se pensó que sólo era alcanzable a través de la reducción interteórica (véase, por ejemplo, Oppenheim & Putnam, 1958). En términos generales, la *desunidad* de las ciencias (usualmente cifrada en la profunda heterogeneidad de las prácticas científicas) ha sido demostrada por estudios históricos (véase Galison & Stump, 1996), pero también puede argumentarse que las integraciones *locales* (dentro de las ciencias como la biología evolutiva) son posibles y éstas son activamente perseguidas por los científicos (véase Suárez-Díaz, 2009). La ‘integración’ en las ciencias biológicas, en este sentido débil y situado, sigue siendo un problema filosófico relevante, como argumenta Griesemer (2006; véase también Callebaut et al., 2006). Además, respecto al problema que he analizado en este capítulo:

La integración y la dispersión conceptual están presentes en el marco de la SEE. Tanto quienes desean una refundación de las ideas evolucionistas (SEE) como quienes no [...], comparten un ideal integracionista [...]. La consistencia global de la red no está garantizada [...] [La SEE] no se articulará en forma de teorías con nítidas relaciones entre ellas, sino de una *red para-consistente* (en la que se admiten pequeñas contradicciones locales) de *modelos, prácticas y sistemas de representación*, cuyos nodos y aristas modificarán su centralidad en función de la construcción y estabilización de “hechos” y las discusiones propias de los distintos objetos y métodos de la biología evolutiva (Casanueva-López & Vergara-Silva, 2018, pp. 332-333).

El filósofo e historiador de la biología Jan Baedke (2018a) ha argumentado que hay dos desafíos epistemológicos importantes de cara a la SEE que permanecen abiertos: (i) debe clarificarse la estructura de las “explicaciones ontogenéticas” que promueve este marco conceptual (en el contexto de lo que Laland y sus colegas llaman “desarrollo constructivo”). *Pace* Brett Calcott (2013), Baedke (2018a, p. 65) argumenta que el movimiento de la SEE no debe ser considerado como un manojito de enfoques explicativos que simplemente supera la dicotomía de ‘causas próximas’ y ‘causas últimas’ de Ernst Mayr. Hay mucho más por decir. Un segundo desafío (ii) para el movimiento de la SEE se refiere a otros problemas de la filosofía de la explicación, pero atinentes a

la ‘integración teórica’ y al ‘poder explicativo’ (*idem*). Dichos problemas están encapsulados en las siguientes preguntas: ¿Cuáles son los estándares explicativos que operan al interior de la SEE? ¿Distintos estándares explicativos en los pilares de los que se alimenta la SEE (como Evo-Devo, la epigenética, o la TCN), dificultarían la integración explicativa que busca este marco conceptual? ¿Cómo difieren de los de la TEE? ¿En qué contexto es posible decir que una explicación de la SEE es mejor que una explicación alineada con la TEE cuando se refieren a los mismos *explananda*?

El segundo desafío es abordado *in extenso* en un manuscrito en colaboración con Jan Baedke (Universidad Ruhr de Bochum, Alemania), que preparamos en conjunto durante una estancia de investigación que realicé bajo su cargo en marzo-abril de 2019:

Baedke, J., Fábregas-Tejeda, A., & Vergara-Silva, F. (en revisión en *Biology & Philosophy*). Does the Extended Evolutionary Synthesis entail extended explanatory power?

Para no abultar más la extensión de este capítulo, esas discusiones quedarán excluidas de esta tesis, pero pueden legítimamente considerarse como una continuación de las cuestiones filosóficas que esboqué a lo largo de estas páginas. Adicionalmente, un comentario sobre las discusiones filosóficas recientes sobre la SEE que se suscitaron durante el taller ‘The Extended Evolutionary Synthesis: Philosophical and Historical Dimensions’ (Universidad Ruhr de Bochum, Alemania, 21-22 de marzo, 2019), puede encontrarse en Fábregas-Tejeda (2019; véase la sección de anexos). Para apuntalar las discusiones filosóficas de esta tesis, en el capítulo V tocaré algunos aspectos ontológicos del debate en torno a la SEE (subsección V. 3. 4).

En el siguiente capítulo regresaré a la historia reciente de la SEE, pero lo haré desde una óptica sociológica. En 2014 el desiderátum colectivo que se derivó del taller en Altenberg “ya se había desarrollado al punto que estaba listo para proponerse como una serie alternativa ante la ‘teoría [e]stándard’ en los foros editoriales más poderosos y hegemónicos” (Casanueva-López & Vergara-Silva, 2018, p. 303). A partir de la publicación del controversial y confrontativo artículo en *Nature*, con el que abrí este capítulo, el encono entre los científicos que abogan por una SEE y aquellos que

respaldan a la TEE se ha incrementado y propagado, pues, en cierto sentido, los biólogos evolucionistas de todos los rincones del mundo se han visto forzados a elegir partido en esta aparente dicotomía. Las ‘nuevas’ ideas sobre la evolución biológica enfrentan una resistencia declarada, beligerante en algunos casos, de parte de una comunidad científica de biólogos tradicionalistas (la mayoría de ellos asentados en los Estados Unidos de América). Los debates tienen lugar en congresos internacionales y en revistas arbitradas de alto prestigio como los *Proceedings of the Royal Society of London B* (véase Laland *et. al.*, 2015 vs. Charlesworth *et al.*, 2017). La SEE “es ahora un movimiento internacional, estructurado fundamental alrededor de la adjudicación de un cuantioso donativo de la fundación John Templeton [...] que tiene como horizonte a mediano plazo ‘poner a prueba’ a la SEE” (Casanueva-López & Vergara-Silva, 2018, p. 308). En lo que sigue analizaré este debate con las herramientas de la sociología de la ciencia y la epistemología social.

# CAPÍTULO IV.

## Breve análisis sociológico de la Síntesis Evolutiva Extendida

### IV. 1. El estudio metacientífico de las controversias y el debate de la SEE

Prestar atención a las dimensiones sociales de las ciencias (y no sólo a su historicidad o a las visiones filosóficas que las apuntalan) resulta una prerrogativa inescapable para emprender reflexiones de segundo orden sobre éstas, máxime si se busca comprender los procesos de producción de conocimiento (véase Longino, 1990). Una buena porción de los estudios metacientíficos de la segunda mitad del siglo XX ha rechazado la famosa aseveración del filósofo británico Norman Robert Campbell acerca de que la ciencia es “el estudio de aquellos juicios sobre los que pueden obtenerse acuerdos universales” (Campbell, 1921, p. 27). Por el contrario, como lo han señalado diversos historiadores y filósofos en las últimas décadas, las controversias caracterizan el cambio intelectual y los desarrollos dentro de las ciencias (véase Engelhardt & Caplan, 1987). En ese tenor, de acuerdo con la socióloga Helga Nowotny (1975, p. 37), las controversias “son una parte integral de la producción colectiva de conocimiento; desacuerdos sobre conceptos, métodos, interpretaciones y aplicaciones son la savia de la ciencia y uno de los factores más productivos en el desarrollo científico. [...] [L]as controversias deben mirarse como un motor vital y endémico en la producción del conocimiento científico”. Las controversias en las ciencias, además, presentan oportunidades importantes para analizar las prácticas científicas (véase, por ejemplo, Collins & Pinch, 1993; Machamer et al., 2000).

Una visión de las controversias que no suscribo (comúnmente sostenida por científicos) presupone que éstas son exclusivamente debates epistémicos racionales en los que los disputantes disienten sobre ‘cuestiones de hecho’, pero están de acuerdo en (i) cómo adquirir la evidencia relevante sobre los puntos de contención y en (ii) cómo interpretar la evidencia en aras de llegar a una conclusión racionalmente defendible que dirima concluyentemente la desavenencia (i.e. un “cierre por argumento robusto” *sensu* Beauchamp, 1987, p. 28). Rechazo esa concepción *sub specie veritatis* (i.e. que recaer

exclusivamente en la pretendida ‘verdad’ de las evidencias empíricas que encauzan o clausuran las discusiones) para las controversias científicas en general, y para el debate de la SEE en particular. La evaluación de teorías científicas, o de programas de investigación (*sensu lato*) en disputa, atraviesa (e imbrica) dimensiones epistémicas, pragmáticas y sociales. La construcción de teorías en la biología evolutiva por sí misma forma parte de la práctica científica de los biólogos, y muchas controversias desbordan los límites abstractos de las teorías al tratar asuntos de elección metodológica (*p.ej.* cómo mensurar ciertos fenómenos), entre otros elementos pretendidamente ‘extra-epistémicos’ (Arroyo-Santos et al., 2015, p. 311).

El filósofo Marcelo Dascal ha explicitado una de las razones que justifican el estudio de las polémicas en la ciencia: “El estudio riguroso de las controversias es un medio indispensable para proveer una descripción adecuada de la historia y la praxis de la ciencia. Pues las controversias son el ‘contexto dialógico’ natural en el que las teorías son elaboradas y en donde su significado progresivamente se cristaliza” (Dascal, 1998, p. 148). Como apunté en el capítulo precedente, la SEE, *qua* cuerpo teórico de renovación en el evolucionismo, se encuentra, al día de hoy, en construcción, por lo que resulta significativo vincular la reflexión de Dascal con los asuntos que aquí analizo: el estudio del debate en torno a la SEE puede aportar luz sobre los procesos de producción de conocimiento en la biología evolutiva y sobre los contornos teóricos de este marco conceptual.

En este capítulo, desde la óptica de la sociología de la ciencia analizaré el ríspido debate que se está desarrollando en el seno del evolucionismo contemporáneo. Organizaré mi exposición de la siguiente manera: primero (sección IV.2), detallaré, desde otros ángulos a los discutidos en la sección III.1, los disensos teórico-epistémicos que subyacen en las desavenencias entre la TEE y la SEE, y realizaré algunos apuntes sociológicos preliminares sobre la disputa. Posteriormente (sección IV.3), con la ayuda de herramientas complementarias de la epistemología social, analizaré las estrategias discursivas de las comunidades epistémicas opositoras y defensoras de la SEE, en busca de posibles injusticias epistémicas que estén enturbiando el debate entre ‘pares epistémicos’ (supuestamente tenidos como tales). Después, haré ver que la confrontación entre estos dos marcos conceptuales no se limita o se subsume al ámbito

epistémico; entre otros factores sociológicos, la lucha por el financiamiento y el dominio del capital científico (*sensu* Pierre Bourdieu) están en juego (secciones IV.4 y IV.5). Dado lo anterior, este capítulo se centrará en algunas dimensiones sociológicas del debate en torno a la SEE que se entrecruzan con las dimensiones epistémicas discutidas en el Capítulo III. Finalmente (sección IV.6), con el soporte de fuentes orales, plantearé la posibilidad de conceptualizar el artículo de Laland et al., (2014) vs. Wray et al., (2014) como una “controversia manufacturada” y señalaré el rol (hasta ahora invisibilizado) que las revistas científicas han jugado en los derroteros del debate reciente alrededor de la SEE.

Tal como ha argüido el sociólogo Harry Collins (1985), para entender los procesos por medio de los cuales se construye el conocimiento científico es necesario contar con estudios de la ciencia que alejen el énfasis de individuos particulares y tornen la atención a problemas que son (o fueron) abordados por grupos de científicos que, a su vez, forman redes de intercambio y circulación de conocimiento. La sociología de la ciencia y los estudios sociales de la ciencia han puesto de manifiesto la necesidad de seguir la dinámica de las interacciones entre diversos actores epistémicos, ya sea en intercambios públicos o privados, formales o informales, y de tratar de entender los múltiples significados de los debates científicos (véase *p.ej.* un caso histórico en Rudwick, 1985). Las perspectivas expuestas en este texto justamente abonan en esa dirección (*vide infra*).

Adicionalmente, como punto de partida analítico, en este capítulo trataré a la biología evolutiva como un ‘campo científico’ de acuerdo con la caracterización provista por el sociólogo francés Pierre Bourdieu. Rechazando explícitamente la visión mertoniana de la comunidad científica articulada por un *ethos* común “de valores y normas comunes que se consideran obligatorios para el hombre de ciencia” (Merton, [1973] 1977, p. 357),<sup>113</sup> Bourdieu se pronuncia en otro tenor:

Hablar de campo es romper con la idea de que los sabios forman un grupo unificado, prácticamente homogéneo. La idea de campo lleva asimismo a cuestionar la visión

---

<sup>113</sup> Merton entendía el *ethos* de la ciencia como “[...] ese complejo, con resonancias afectivas, de valores y normas que se consideran obligatorios para el hombre de ciencia. Las normas se expresan en forma de prescripciones, proscipciones, preferencias y permisos. Se las legitima en base a valores institucionales. Estos imperativos, transmitidos por el precepto y el ejemplo, y reforzados por sanciones, son internalizados en grados diversos por el científico, moldeando su conciencia científica” (Merton, 1977, p. 357).

irénica del mundo científico como un mundo de intercambios generosos en el cual todos los investigadores colaboran en un mismo objetivo. Esta visión idealista que describe la práctica como el producto de la sumisión voluntaria a una forma ideal choca con los hechos: lo que se observa son unas luchas, a veces feroces, y unas competiciones en el interior de las estructuras de dominación (Bourdieu, 2003, p. 84).

Considero que la perspectiva de la lucha de fuerzas dentro del campo de la biología evolutiva por el control del capital científico-simbólico puede arrojar luz en el debate contemporáneo sobre la SEE. Sin mayor exordio, proseguiré con mi argumentación.

#### ***IV.2. Los disensos entre la TEE y la SEE: notas sociológicas preliminares***

Esta subsección debe comenzar con un apunte sociológico de suma importancia sobre la TEE. Dicho marco teórico se enseña en los principales libros de texto de nivel universitario (véase, por ejemplo, Futuyama, 2013, libro de cabecera de los cursos de evolución en las universidades de México y Estados Unidos), esculpiendo la formación académica de muchos biólogos evolutivos del globo (para un análisis, véase Catley, 2006; Folguera & González-Galli, 2012). El dominio de los principios matemáticos de la genética de poblaciones y el conocimiento de las cuatro fuerzas evolutivas encumbradas por la Síntesis Moderna (*i.e.* la selección natural, la deriva génica, la mutación y el flujo génico) son parte fundamental del *habitus* (*sensu* Bourdieu) de cualquier biólogo evolutivo practicante. Si, como dice el sociólogo francés, “[...] el *habitus* científico es una teoría realizada e incorporada” (Bourdieu, 2003, p. 75), la TEE es lo más cercano que existe a un *habitus* en la biología evolutiva.<sup>114</sup> Como ejemplo de lo anterior, en el cierre

---

<sup>114</sup> Al respecto de la noción de *habitus*, Bourdieu clarifica: “Siempre queda una dimensión implícita y tácita, una sabiduría convencional que se invierte en la evaluación de los trabajos científicos. Este dominio práctico es una especie de «connaissanceurship» (un arte de experto) que puede ser comunicado mediante el ejemplo, y no a través de unos preceptos” (Bourdieu, 2003, p. 73). Lo que afirma Bourdieu es aplicable a la biología evolutiva: la evaluación de los trabajos en el campo y en el laboratorio, generalmente, se realiza en consonancia con una experticia en las teorías y las prácticas legadas por la Síntesis Moderna. Además, “[...] la especificidad del «oficio» de científico procede del hecho de que ese aprendizaje es la adquisición de unas estructuras teóricas extremadamente complejas, capaces, por otra parte, de ser formalizadas y formuladas, de manera matemática, especialmente, y que pueden adquirirse de forma acelerada gracias a la formalización. La dificultad de la iniciación en cualquier práctica científica [...] procede de que hay que realizar un doble esfuerzo para dominar el saber teóricamente, pero de tal manera que dicho saber pase realmente a las prácticas, en forma de «oficio», de habilidad manual, de «ojo clínico», etcétera, y no se quede en el estado de metadiscurso a propósito de las prácticas” (*Ibidem*, p. 76).

de una breve reflexión reciente del genetista de poblaciones Brian Charlesworth (2019, p. 48), encontramos el siguiente pasaje:

El difunto y muy querido James Crow [famoso genetista de poblaciones] solía decir que él no tenía objeciones a que los estudiantes de posgrado de su departamento no tomaran su curso sobre genética de poblaciones, pero que a él le gustaría que firmaran una declaración de que no harían ningún pronunciamiento sobre la evolución. Aún hay muchos artículos publicados con ideas confundidas sobre la evolución, sugiriendo que necesitamos de una ‘Ley de Crow’, requiriendo que los autores que discutan sobre evolución hayan adquirido un conocimiento de genética de poblaciones básica.

Cualquier intento de impugnar la suficiencia explicativa de la TEE (y de la genética de poblaciones en particular) se encuentra con las resistencias y reticencias propias del *habitus* bourdieuano. En términos del debate específico sobre la SEE, la *ontología extendida de procesos evolutivos* (discutida *in extenso* en el Capítulo III) es uno de los puntos de disenso más significativos con la TEE. Para los defensores a ultranza de la TEE, los sesgos ontogenéticos, la plasticidad fenotípica, la construcción de nicho y la herencia inclusiva son *resultados* de la evolución biológica, pero no son *causas* en sí mismos, algo que la SEE proclama (Laland *et al.*, 2014, p. 162). Los defensores de la TEE se pronuncian de las siguientes formas al respecto de estos cuatro procesos en la pieza de *Nature*:

[H]ay biólogos evolutivos [...] que argumentan que la teoría [...] se ha osificado alrededor de conceptos genéticos. Más específicamente, alegan que cuatro fenómenos son procesos evolutivos importantes: plasticidad fenotípica, construcción de nicho, herencia inclusiva y sesgos ontogenéticos. No podríamos estar más de acuerdo. Los estudiamos nosotros mismos. Pero no creemos que estos procesos merezcan tan especial atención para merecer un nuevo nombre como ‘síntesis evolutiva extendida’ (Wray *et al.*, 2014, p. 163).

[...] Los fenómenos evolutivos defendidos por Laland y sus colegas ya están bien integrados en la biología evolutiva [...]. En efecto, todos estos conceptos se remontan a Darwin mismo (*Idem*).

Los cuatro fenómenos que Laland y colegas promueven son aditamentos para los procesos básicos que producen cambio evolutivo: selección natural, deriva [génica], mutación, recombinación y flujo génico. *Ninguna de estas adiciones es esencial para la*

*evolución*, pero pueden alterar el proceso bajo ciertas circunstancias (*Ibidem*, p. 164; cursivas añadidas).

De las citas anteriores podemos colegir que los procesos evolutivos resaltados por la SEE son reconocidos como existentes dentro de la TEE, pero resultan de importancia secundaria ante las fuerzas evolutivas básicas señaladas desde hace décadas por la SM; otrosí, los proponentes de la TEE afirman que ellos mismos estudian estos fenómenos en sus laboratorios y en sus investigaciones de campo, y que todas las ideas de la SEE salieron, por vez primera, de la boca de Charles Robert Darwin (una afirmación hiperbólica que resulta insostenible desde cualquier postura historiográfica seria; véase Delisle, 2017a, pp. 6–7, y, especialmente, Delisle, 2017b). Con esta lectura, el quid del enfrentamiento parece, entonces, estar emplazado en la ‘importancia relativa’ de ciertos procesos evolutivos, por lo que podemos pensar que este intercambio entre posturas contrapuestas es una instancia de lo que el historiador y filósofo de la biología John Beatty (1997) ha denominado “controversias de importancia relativa”.<sup>115</sup>

En una discusión sobre el pluralismo teórico en la biología evolutiva, la filósofa Sandra Mitchell (1992) arguyó que, en décadas recientes, una importante fuente de los enfrentamientos entre las visiones que ponen en primer plano a la ontogenia y aquellas que se inscriben dentro de la postura seleccionista-adaptacionista clásica, es el desacuerdo sobre qué combinación de procesos causales es responsable de la historia evolutiva de los rasgos orgánicos (*i.e.* cuál es la *importancia relativa* de ciertos procesos por sobre otros, en la terminología de Beatty).<sup>116</sup> Extiende la evaluación de

---

<sup>115</sup> En el texto original, Beatty habla de ‘*relative significance controversies*’. Por sus ecos en nuestra lengua con la terminología especializada de la estadística, he decidido abstenerme de traducir ‘significance’ por ‘significancia’ y optar, más bien, por el sustantivo ‘importancia’, que en castellano también captura el matiz que Beatty busca transmitir. Hay muchos ejemplos de ‘controversias de importancia relativa’ que han acaecido en la historia de la biología. Menciono dos ejemplos de controversias de este estilo en la segunda mitad del siglo XX. En los años ochenta los biólogos evolutivos se enfrascaron en discusiones acerca de si las teorías adaptacionistas de la macroevolución (alineadas con el gradualismo estricto y el extrapolacionismo *tout court* de los procesos microevolutivos que actúan en las poblaciones) tenían mayor aplicabilidad que la teoría del equilibrio puntuado de los paleontólogos Stephen Jay Gould y Niles Eldredge: ¿cuál es la importancia relativa del modo gradual vs. el modo puntuado de cambio evolutivo? (véase *p.ej.* Gould, 1980; Lande, 1980). Por otra parte, por décadas los biólogos evolutivos y los sistematistas han discutido el alcance y la importancia relativa de los mecanismos aludidos en la multitud de teorías de especiación, desde los distintos tipos de especiación simpátrica, pasando por la especiación parapátrica, y las diversas formas de especiación alopátrica (véase *p.ej.* los capítulos en Otte & Endler, 1989).

<sup>116</sup> Debe hacerse una salvedad. Además de capturar el matiz de Mitchell, la noción de ‘importancia relativa’ de Beatty es más amplia: “La importancia relativa de una teoría dentro de su dominio pretendido es

Mitchell al debate contemporáneo sobre la SEE y suscribo que ésta es una de las desavenencias epistémicas que subyacen en Laland et al. (2014) vs. Wray et al. (2014).

En el artículo de *Nature* anteriormente referido, ambos grupos utilizan en diversas ocasiones los mismos datos empíricos para extraer conclusiones radicalmente distintas (Kovaka, 2019). Estamos, pues, delante de un caso más que apuntala la tesis Duhem-Quine de la subdeterminación de las teorías por la evidencia (véase *p.ej.* Quine, 1975; para una discusión filosófica a profundidad sobre la subdeterminación en el caso del debate sobre la acomodación genética y la hipótesis de ‘los genes como seguidores’, véase Kovaka, 2017).

En contextos de subdeterminación, los biólogos apelan a una constelación de estándares importantes en la evaluación comparativa de las teorías; hasta el momento, los filósofos e historiadores de la biología han emprendido pocos estudios para identificar cuáles son estos estándares. Tres casos pueden señalarse: los análisis de la ‘confirmación de los enunciados empíricos’ en la obra de la filósofa Elisabeth Lloyd (1987; 1988), la clarificación de estrategias y evaluaciones durante ‘ciclos de cambio científico’ que ha emprendido Lindley Darden (1991) y la exploración de la ‘epistemología del diseño experimental’ llevada a cabo por David Rudge (1998; 2001). Los estudios referidos son ilustrativos, sin ser exhaustivos, del tipo de estándares a los que los biólogos apelan en las elecciones teóricas bajo contextos de subdeterminación. Dietrich & Skipper (2007) han expuesto que la diversidad de estándares epistémicos y extra-epistémicos aludidos en las controversias biológicas es muy heterogénea. Además, Dietrich & Skipper (2007) han mostrado convincentemente que, en el caso de la controversia sobre el ‘reloj molecular’ en el campo de la evolución molecular, los científicos incluso pueden manipular la subdeterminación, o desplegar estrategias centradas en ésta; en la polémica sobre la SEE, esto no parece ser el caso.

Los científicos que apoyan a la SEE se han decantado por el enfoque que llama a ‘recopilar más y más evidencia’ para saldar el debate por soporte empírico (empero, las discusiones sobre el poder explicativo de la SEE cuando se le contrapone con el de la TEE son mucho más complicadas que eso). Lo mismo ocurre desde la trinchera de los

---

aproximadamente la proporción de fenómenos dentro del dominio que la teoría describe correctamente” (Beatty, 1997, p. S432).

defensores de la TEE; ellos instan a Laland y a sus colegas para que acallen sus protestas y comiencen a recopilar evidencia: “Podríamos detenernos y discutir si ‘suficiente’ atención se le está presentando a cualquiera de ellos [los fenómenos evolutivos señalados por la SEE como causalmente relevantes]. O podríamos enrollar nuestras mangas, ponernos a trabajar y descubrirlo al disponer los fundamentos teóricos y construir un sólido libro de casos de estudios empíricos” (Wray et al., 2014, p. 163; texto entre corchetes añadido).

Sin embargo, hay una estrategia argumentativa propulsada por Laland et al. (2015) sobre cómo garantizar la credibilidad epistémica de la SEE que no descansa enteramente en basamentos empíricos. Clarifico qué significa lo anterior. Arroyo-Santos et al. (2015) han analizado controversias científicas en la biología evolutiva desde una óptica centrada en las prácticas científicas y, a partir de un caso de estudio de la filogeografía, han mostrado que en numerosas instancias los científicos no recurren a argumentos empíricos para justificar sus teorías, metodologías o resultados, y apelan, en cambio, a elementos no-empíricos como la simplicidad, la familiaridad o el poder predictivo (p. 317). Esos elementos no empíricos se conocen como ‘valores’ o ‘virtudes científicas’ no empíricas (véase *p.ej.* Longino, 1990; Lacey, 2004; Elliott, 2017), y no necesariamente se circunscriben al ámbito propio de las teorías (Arroyo-Santos et al., 2015, p. 318). En las controversias, los científicos frecuentemente apelan a valores diversos, entre otros elementos, para adquirir credibilidad epistémica que pueda decantar las balanzas en un debate (*i.e.* “se prestan credibilidad epistémica” *sensu* Arroyo-Santos et al., 2015; “borrowing epistemic credibility”).<sup>17</sup> Un aspecto decisivo lo enfrentan los científicos al intentar convencer a la comunidad en disputa (o a sus interlocutores más amplios) que sus afirmaciones son epistémicamente robustas (*i.e.* que es posible asignarles credibilidad epistémica), lo que quiere decir que están dotadas con los estándares de ‘buena ciencia’ (*Ibidem*, p. 324). Laland et al. (2015, pp. 9–10) apelan

---

<sup>17</sup> Arroyo-Santos et al. (2015, p. 320) esclarecen esta noción: “La credibilidad epistémica se refiere al conjunto de valores, tanto cognitivos como sociales, que han sido defendidos por una comunidad particular como la marca de buena ciencia. [...] Prestarse credibilidad epistémica significa construir un argumento en el que una investigadora conecta sus afirmaciones con el conjunto de buenos valores científicos al invocar alguna similitud entre su investigación y afirmaciones previamente aceptadas que tienen un conjunto de valores bien establecidos. Esto es, si la afirmación defendida se asemeja en algún sentido a las metodologías, teorías, modelos o resultados producidos en campos separados, entonces debería, de alguna forma, también poseer sus valores”.

al poder predictivo (un valor científico *sensu* Arroyo-Santos et al., 2015) de su marco conceptual en un intento por prestarle credibilidad epistémica. Para algunos biólogos evolutivos del pasado las predicciones exitosas se han tenido como ejemplos deseables de ‘buena ciencia’ (véase *p.ej.* William, 1982; Servedio et al. 2014), y se considera que abonan considerablemente a la dilucidación explicativa de los mecanismos evolutivos.<sup>118</sup>

En la terminología del sociólogo de la ciencia Harry Collins, los firmantes de la pieza de *Nature* (representando a la SEE: Kevin Laland, Tobias Uller, Marcus Feldman, Kim Sterelny, Gerd B. Müller, Armin Moczek, Eva Jablonka y John Odling-Smee; del lado de la TEE: Gregory A. Wray, Hopi E. Hoekstra, Douglas J. Futuyma, Richard E. Lenski, Trudy F. C. Mackay, Dolph Schluter y Joan E. Strassmann) constituyen el “core-set” de la controversia: es decir, los científicos que realizan (en cierta medida) los experimentos controvertibles, interpretan los resultados y confeccionan las teorías en disputa (véase Collins, 1981a, pp. 7-8). En la visión topográfica de Collins, en la siguiente capa concéntrica están los científicos que conocen los desarrollos discutidos y polemizados dentro del ‘core-set’ a través de los testimonios directos de los participantes o mediante la lectura de publicaciones científicas formales. Esa capa puede, a su vez, subdividirse en científicos que comparten la misma especialidad que aquellos que conforman el ‘core-set’ (en este caso, biólogos evolutivos especializados en temas que no están en el centro del debate, como la evolución microbiana, el origen de las células eucariontes, la filogenómica, etcétera) y, por otro lado, en científicos cuyo trabajo versa en otra área (en esta controversia, biólogos de diversas subdisciplinas, por dar un ejemplo; véase también Collins, 1981b).

Antes de emprender un análisis sociológico sobre aspectos del financiamiento y el capital científico en el debate en torno a la SEE, en la siguiente subsección de este trabajo me interesará mostrar cómo los biólogos evolutivos de esta segunda capa (*i.e.* los no pertenecientes al ‘core-set’) están contribuyendo con influyentes opiniones y

---

<sup>118</sup> Recordemos la presunta simetría entre la explicación y la predicción propugnada por los empiristas lógicos: “La diferencia entre las dos [*i.e.* la explicación y la predicción] es de carácter pragmático [...] lo que sea que se diga [...] concerniente a las características lógicas de la explicación o la predicción, será aplicable a cualquiera” (Hempel & Oppenheim, 1953, pp. 322–323). Lo anterior es un supuesto que no ha abandonado a las ciencias biológicas por completo, ni a la biología evolutiva en particular (aunque siempre han existido voces que disienten, *c.fr.* Scriven, 1959). La reintroducción de la predicción en la filosofía de la explicación también tiene defensores contemporáneos (véase *p.ej.* Douglas, 2009).

juicios sobre la controversia. En este punto me distancio de Collins,<sup>119</sup> quien considera que las controversias se dirimen exclusivamente en el ‘core-set’, porque creo que la segunda capa se imbrica constantemente en el debate de la SEE y puede encauzarlo en distintos derroteros. La perspectiva elegida para abordar lo anterior es la sociología de la ciencia en combinación con la epistemología social (los vínculos e imbricaciones entre estas dos disciplinas han sido teorizados desde hace algunas décadas, véase *p.ej.* Fuller, 2000). Ese tipo de argumentación abona a las perspectivas sociológicas para entender cómo podría cerrarse este debate en el evolucionismo contemporáneo (sección IV.3).

En adición a las consideraciones anteriores, una pregunta que servirá como hilo conductor para el resto del capítulo será: si, como han demostrado muchos estudios metacientíficos (véase *p.ej.* los capítulos en Barnes & Shapin, 1979), los (supuestos) ‘hechos del mundo natural’ no son suficientes para propulsar el cierre de las controversias científicas, ¿qué factores sociológicos podrían dirimir el debate alrededor de la SEE?

### ***IV.3. Injusticias epistémicas y lecturas desde la epistemología social***

«La ciencia evolutiva tiene tanto que ver con la postura, el arte de vender, el obstruccionismo y el bullying que ocurre, como con la teoría científica concreta. Es un discurso social que involucra hipótesis de asombrosa complejidad con los científicos, destinatarios de las becas más grandes entre los intelectuales, asumiendo el poder de políticos mientras están enfrascados en lanzarse pasteles e insultos»

–Susan Mazur (2008h), *The Altenberg 16. Will the Real Theory of Evolution Please Stand Up?*

Desde el taller llevado a cabo en el KLI en 2008 y la polémica desatada por los escritos de la periodista Susan Mazur (véase capítulo II, sección II.3), la animadversión contra la etiqueta de ‘Síntesis Evolutiva Extendida’ se dejó entrever en algunos sectores y foros de la biología evolutiva (véase *p.ej.* Whitfield, 2008; Coyne, 2009). Después de la pieza de *Nature* de 2014, los ataques contra este marco conceptual se redoblaron en espacios

---

<sup>119</sup> Las distinciones que realiza Collins resultan útiles para mi investigación (al ofrecer una prospectiva clasificatoria de los científicos involucrados en el debate de la SEE), pero debo explicitar que no suscribo los principios y compromisos (metodológicos, conceptuales y epistémicos) del ‘programa empírico del relativismo’ que defendió el sociólogo en la década de los ochenta.

como congresos internacionales y blogs de opinión de científicos con una audiencia especializada en temas de biología evolutiva.

Una estrategia retórica predominante de desacreditación hacia los proponentes de la SEE es cuestionar sus credenciales como genuinos ‘pares epistémicos’ con los se pueda sostener una discusión seria sobre la renovación teórica de la biología evolutiva. De acuerdo con algunas hebras de la epistemología social, para que dos o más individuos se consideren ‘pares epistémicos’, deben tener la misma familiaridad con respecto a la evidencia y los argumentos sobre la cuestión en disputa (Kelly, 2005), o bien deben haber sido expuestos a la misma evidencia y trabajado igualmente sobre ella (en tiempo y cuidado, etcétera). Matheson (2015, p. 22) insiste en que la paridad epistémica consiste en la igualdad en el procesamiento de evidencias (sea o no el resultado de virtudes epistémicas, como la libertad de sesgos, etcétera).<sup>120</sup>

Algunos biólogos evolutivos simpatizantes con la TEE, en la segunda capa del esquema de Collins, cuestionan el hecho de que los impulsores de la SEE siquiera tengan conocimientos básicos de biología evolutiva y sepan juzgar la evidencia que ofrece la genética de poblaciones. El bioquímico y biólogo evolutivo canadiense Larry Moran es uno de los críticos más visibles: “Está la pregunta de si los proponentes de la síntesis evolutiva extendida [...] tienen una comprensión suficiente de la teoría evolutiva para estar desafiándola” (Moran, 2016a). También ha afirmado: “Quiero enfatizar el hecho de que los proponentes de la SEE no entienden la teoría evolutiva moderna” (Moran, 2016b). Otro crítico acerbo de la SEE es el famoso biólogo evolutivo estadounidense Jerry Coyne, especialista en temas de especiación (véase Coyne & Orr, 2004) y opositor frontal de las conclusiones heterodoxas de la biología evolutiva del desarrollo (véase Hoekstra & Coyne, 2007). Coyne asevera constantemente que los partidarios de la SEE no entienden las evidencias de la genética de poblaciones y construyen castillos en el aire con meras especulaciones (véase Coyne, 2009;<sup>121</sup> Coyne, 2016a). El genetista de poblaciones Michael Lynch (cuyo trabajo ya fue contrastado en esta tesis con el de

---

<sup>120</sup> El debate en torno a la SEE ha sido abordado como un estudio de caso en la epistemología del desacuerdo por Rodríguez-Martínez (2019). Recomiendo al lector la lectura de dicha tesis para profundizar en cómo se conceptualizan (y problematizan) los desacuerdos y la responsabilidad epistémica desde la epistemología social.

<sup>121</sup> Massimo Pigliucci respondió directamente a las críticas de Coyne en una entrada de su propio blog (véase Pigliucci, 2009d).

Pigliucci en la sección correspondiente a la historia reciente de la SEE, véase Capítulo II, sección II. 1) aseguró en un artículo publicado en los *Proceedings of the National Academy of Science* que la defensa de los componentes de la ‘síntesis extendida’ no es muy diferente a la argumentación emprendida por los defensores del Diseño Inteligente:

Cuatro de las principales palabras de moda en la biología contemporánea son complejidad, modularidad, evolucionabilidad y robusteza, y usualmente se afirma que [estos] mecanismos mal definidos, no reconocidos previamente por los biólogos evolutivos, deben ser invocados para explicar la existencia de propiedades emergentes que putativamente incrementan el éxito a largo plazo de taxa extantes. *Esta postura no es muy diferente de la filosofía del diseño inteligente que invoca mecanismos desconocidos para explicar la biodiversidad* (Lynch, 2007b, p. 8603; énfasis y texto entre corchetes añadidos).

La lista de los críticos y detractores de la SEE en la biología evolutiva es muy extensa, por lo que no pretenderé agotarla en este espacio. Como mencioné, un *leitmotiv* de las críticas es, justamente, negar que los defensores de la SEE conozcan o entiendan ‘la teoría evolutiva’ (siempre formulándola en singular) y las evidencias disponibles para sostenerla, lo que clausura la posibilidad de considerarlos como pares epistémicos para trenzar una discusión científica concienzuda.

Lo anterior contrasta con el tipo de argumento que esgrimen los defensores de la TEE en el ‘core-set’. Para ellos, además de construir un hombre de paja de la TEE, la SEE vocifera mucho y contrasta poco empíricamente:

[...] podríamos enrollar nuestras mangas, ponernos a trabajar [...] y construir un sólido libro de casos de estudios empíricos. [...] Lo que Laland y colegas llaman la teoría estándar de la evolución es una caricatura que representan al campo como estático y monolítico. Ellos ven a los biólogos evolutivos de hoy como reacios a considerar ideas que desafían a la convención. Nosotros vemos un mundo muy diferente. Nos consideramos afortunados de vivir y trabajar en el período más emocionante, inclusivo y progresivo de la investigación evolutiva desde la Síntesis Moderna. Lejos de estar atorada en el pasado, la teoría evolutiva actual es vibrantemente creativa y está creciendo rápidamente en alcance (Wray et al., 2014, p. 163).

El punto de contención de los miembros del core-set (*i.e.* la importancia relativa de ciertos procesos evolutivos), expuesto en la sección IV.2, no es que los proponentes

de la SEE no entiendan las evidencias y la teoría evolutiva estándar, sino que les falta soporte empírico para respaldar sus declaraciones grandilocuentes y esfuerzos de renovación teórica.

Vale la pena detenernos un momento para reflexionar qué implica el intento de rebajar el estatus de los proponentes de la SEE como pares epistémicos. Podría argumentarse que estamos ante un caso de injusticia epistémica, particularmente una injusticia testimonial (*sensu* la filósofa Miranda Fricker). La injusticia testimonial se articula a partir de prejuicios que llevan a un agente a dar un nivel disminuido de credibilidad a la palabra de un(os) hablante(s) (véase Fricker, 2007). Se trata de una injusticia porque el sujeto es dañado, y es ‘epistémica’ porque es dañado específicamente en su capacidad como agente cognoscente:

[Algunos de los mecanismos de las injusticias epistémicas] operan a nivel subdóxico, pero a diferencia de ésta, implican no la ignorancia sino: 1) la evaluación inadecuada de la credibilidad que merece por parte de un oyente(s) el testimonio de un hablante(s); o bien, 2) carencias en la articulación de significados sociales. La consecuencia de estas dos clases de injusticia es el trato inequitativo de un miembro (individual o colectivo) de una sociedad específicamente en su capacidad de sujeto de conocimiento (Murguía-Lores, 2016, pp. 3-4).

La campaña de desacreditación que han emprendido múltiples biólogos evolutivos (que se encuentran en la capa adyacente al ‘core-set’ de la controversia) en blogs académicos y en congresos científicos busca minar la credibilidad epistémica de los miembros de la SEE, y esto puede ser un factor decisivo en los próximos años operando en el ámbito sociológico: ¿cuántas nuevas biólogas y biólogos se sumarán al esfuerzo de promover una SEE si, por todos los medios de comunicación semi-académicos y académicos, están recibiendo el mensaje de que los defensores de ese marco conceptual son ignorantes ante los principios básicos de la biología evolutiva y no saben tasar y evaluar las apabullantes evidencias que acumula la genética de poblaciones?<sup>122</sup>

---

<sup>122</sup> Podría pensarse que además del ‘efecto Mateo’ del reconocimiento científico del que habló el sociólogo Robert Merton (*i.e.* cuanto más es reconocido un científico, más tiende a recibir reconocimientos; véase Vinck, 2014; p. 135), exista un efecto análogo pero contrario, similar en proporciones: cuanto más desprestigiado está un grupo de científicos, más desprestigio reciben por parte de sus pares.

Así pues, son claras las limitaciones de la perspectiva de Collins, pues este caso muestra que los factores sociales que pueden contribuir al cierre de esta controversia científica no se limitan al número reducido de agentes en el ‘core-set’. En la biología evolutiva, un campo científico considerablemente amplio (que incluye a la filogenética, la biogeografía, la ecología evolutiva, la genómica comparada y un largo etcétera), las voces que participan en el debate de la SEE no se limitan a las de los ultra-expertos del ‘core-set’ en temas de construcción de nicho, plasticidad fenotípica, herencia extragenética y biología evolutiva del desarrollo. En los últimos años, la opinión pública ha dejado muy atrás los argumentos (de ambas partes) de esa famosa pieza de *Nature* de 2014.

La movilización de injusticias epistémicas puede ser un factor importante en el cierre de la controversia. Empero, podemos, por otra parte, adoptar el papel de abogado del diablo y concederle el principio de la duda a los ferreos defensores de la TEE.<sup>123</sup> Quizá los miembros de la SEE no juzgan adecuadamente la evidencia de la genética de poblaciones y de las disciplinas evolutivas canónicas. ¿Por qué? La primera opción nos remitiría a una llana y proverbial ignorancia de los principios de la tradición imperante en la biología evolutiva. Pero hay una segunda posibilidad más interesante, no adjudicable por motivos de ignorancia, según la cual el tipo de estándares de evidencia (y la clase de evidencia *per se*) que se necesitan dentro de la SEE es radicalmente distinto a los de la TEE; quizá estemos ante dos culturas epistémicas distintas. De acuerdo con la socióloga Karin Knorr-Cetina, las culturas epistémicas son ese conjunto de prácticas, amalgamas de arreglos y mecanismos (alcanzados a través de la afinidad, la necesidad y la coincidencia histórica) que, en un campo dado, determinan cómo conocemos lo que conocemos (Knorr-Cetina, 2007; p. 263). “La noción de cultura epistémica está diseñada para capturar esos procesos interiorizados de creación de conocimiento” (Knorr-Cetina, 1991, p. 107). Puede ser el caso de que estemos ante dos culturas epistémicas con sendas racionalidades (la SEE y la TEE), dos culturas epistémicas coexistiendo en el mismo

---

<sup>123</sup> De acuerdo con el análisis clásico del sociólogo de escuela mertoniana Ian Mitroff, los científicos más necios (que no intentan falsar sus propias teorías) son, muchas veces, considerados los más sobresalientes. Para Mitroff, la creatividad y la resistencia al cambio no son antitéticas; la imparcialidad no es un hecho de la vida científica. Hay múltiples ambivalencias sociológicas pues, si las normas mertonianas de imparcialidad y universalismo se consideran normas generales de la ciencia, existen buenas razones para considerar la parcialidad y el particularismo como contranormas igualmente funcionales (véase Mitroff, 1974). Huelga decir que no suscribo las opiniones de Mitroff.

campo científico (la biología evolutiva contemporánea), con diferentes supuestos metodológicos, máximas heurísticas, procedimientos rutinarios, estándares de observación y experimentación, criterios de juicios sobre las interpretaciones, así como conocimientos tácitos que subyacen a las habilidades y prácticas científicas (véase Baedke et al., *en revisión* para una discusión filosófica en otras direcciones sobre los diferentes estándares explicativos de estos marcos conceptuales en pugna). Argumentar a favor o en contra de esa posibilidad requeriría de un análisis más detallado de las prácticas de la SEE y la TEE que no podrá ser acometido en este trabajo; sin embargo, es una avenida de investigación desde los estudios sociales de la ciencia que puede tomarse para analizar este importante debate en la biología evolutiva.

En lo que sigue, regresaré mi argumentación a otros temas de la sociología del debate en torno a la SEE. Principalmente me concentraré en las fuentes de financiamiento (sección IV.4) y las pugnas por el capital científico de la biología evolutiva (sección IV.5).

#### ***IV. 4. El financiamiento y otros elementos sociológicos del debate***

En la pieza de *Nature*, Kevin Laland y sus colaboradores diagnostican escuetamente algunas dimensiones sociológicas del debate que gravita alrededor de la SEE (véase también Laland, 2017a):

[...] la mera mención de la SEE suele evocar una reacción emocional, incluso hostil, entre los biólogos evolutivos. Muy a menudo, las discusiones vitales descienden a la acrimonia, con acusaciones de confusión o tergiversación. Quizá atormentados por el espectro del Diseño Inteligente, los biólogos evolutivos desean mostrar un frente unido a aquellos que son hostiles a la ciencia. Algunos podrán temer que recibirán menos financiamiento y reconocimiento si gente externa -como los fisiólogos o los biólogos del desarrollo- inunda su campo. Sin embargo, otro factor es más importante: muchos biólogos evolutivos convencionales estudian los procesos que, según reclamamos, han sido desatendidos, pero los comprenden muy diferentemente [...]. Esto no es una tormenta en un cuarto de té académico, es una lucha por el alma misma de la disciplina (Laland et al., 2014, p. 162).

Aunque Laland y colaboradores juzguen que los aspectos estrictamente científicos son los más determinantes en la controversia, en esta subsección me

concentraré en los temas sociológicos señalados atinadamente por ellos. Uno de los factores que complica el debate alrededor de la SEE es que algunas líneas teóricas de ésta, o la imagen de una supuesta crisis en la biología evolutiva, alimenta a los partidarios del Diseño Inteligente, una postura creacionista de tradición anglosajona (véase Numbers, 2006; Matzke, 2010) que busca minar la idea de que el ciego azar de la teoría darwiniana es incompatible con la existencia de un Creador Supremo (Moran, 2017). Presentar a la biología evolutiva como un campo en ruinas, con ideas radicalmente nuevas que contravienen todo lo que dijo Darwin, es una estrategia que aprovechan los partidarios del Diseño Inteligente para promover la irrupción de la religión anglicana en las ciencias biológicas. Recordemos que, en el fondo del movimiento del Diseño Inteligente, subyace la famosa “estrategia de la cuña” para socavar la visión materialista del mundo asociada al darwinismo y reemplazarla con una visión acorde a las convicciones del cristianismo y del teísmo (para un análisis crítico, véase Forest & Gross, 2004). Según aseveraciones de algunos defensores de la TEE, la visión del “organismo como agente de su propia evolución” de la SEE está “tentadoramente cerca de [la idea] ‘de un diseñador inteligente como agente en la evolución’” (Coyne, 2016a).

La vinculación de la SEE con una suerte de ‘pseudocientificidad’, alineada potencialmente con la ideología del Diseño Inteligente, es otro elemento retórico del debate del que se valen los defensores a ultranza de la TEE para desprestigiar a la SEE. Por ejemplo, Welch (2017) denuncia una agenda religiosa oculta en el movimiento de la SEE. La afinidad de los epígonos del Diseño Inteligente por la SEE, que se sitúan en una capa mucho más alejada del ‘core-set’ que los biólogos evolutivos practicantes, contribuye a promover, por otro frente, un imaginario turbio de este marco conceptual. Aunque los defensores de la SEE, como el etólogo evolutivo Kevin Laland (2017, p. 317), en múltiples ocasiones se hayan deslindado explícitamente de cualquier asociación con el movimiento del Diseño Inteligente, sus críticos anuncian frecuentemente a este marco conceptual como aliado (in)voluntario del creacionismo. De nueva cuenta constatamos que los actores situados fuera del ‘core-set’ participan con elementos retóricos que pueden clausurar esta controversia, dejando de lado a los argumentos teórico-epistémicos que versan sobre la ontología de los sistemas biológicos y la

causalidad en la evolución (las disputas intelectuales delineadas en el Capítulo III de este trabajo).

Actualmente, a pesar de las furibundas críticas desde múltiples trincheras, la SEE está ganando prominencia en el discurso científico internacional: en 2016, un grupo interdisciplinario de más de 50 investigadores (entre los que se cuentan biólogos evolutivos, filósofos e historiadores de la biología y académicos provenientes de las ciencias sociales), capitaneados por Kevin N. Laland (Universidad de St. Andrews, Escocia) y el biólogo evolutivo Tobias Uller (Universidad de Lund, Suecia), recibió una subvención de más de ocho millones de dólares estadounidenses por parte de la Fundación John Templeton para realizar un proyecto de tres años que tiene el objetivo de “poner las predicciones de la Síntesis Evolutiva Extendida bajo prueba” (con 22 subproyectos interconectados, distribuidos en ocho universidades del globo; más información puede consultarse en <http://synergy.st-andrews.ac.uk/ees/the-project/>; <http://extendedevolutionarysynthesis.com/the-project/summary-of-our-research/>).

Respondiendo a las críticas que les hacían los defensores de la TEE en el artículo de *Nature*, los proponentes de la SEE buscan con este proyecto multimillonario agenciarse mayor soporte evidencial para su marco conceptual. Ese ‘grant’ ha sido fuente de múltiples críticas por parte de los defensores de la TEE. Al respecto, asevera cáusticamente una fuente anónima citada por Jerry Coyne en su blog:

La Fundación John Templeton les ha dado a los biólogos más confundidos del planeta \$10 millones [de dólares estadounidenses]. Con todos los efectos en cadena, esto podría retrasar al campo décadas. ¡Piensa en todas las miles de horas de los estudiantes que serán desperdiciadas persiguiendo, discutiendo y promoviendo esta cosa! Si la meta de la FJT [Fundación John Templeton] es enturbiar las aguas y retardar el progreso en la biología evolutiva, difícilmente podrían haber encontrado una mejor forma (Anónimo *apud* Coyne, 2016a; texto entre corchetes añadido).

Continúa Coyne (2016a) con sus juicios al respecto:

[...] dirigir los \$11 millones en esta manera es un grave error.<sup>124</sup> El presupuesto anual de la Fundación Nacional para la Ciencia de Estados Unidos destinado a la biología

---

<sup>124</sup> Tanto Coyne como su informante anónimo de la cita anterior erran en la cifra de la subvención. La correcta es de 8.7 millones de dólares estadounidenses.

evolutiva es de sólo \$7.5 millones, y el financiamiento de Templeton lo excede con mucho. Sólo puedo imaginar cuánto más progreso podríamos ver si esos 11 millones fueran dados a la NSF en lugar de a un grupo de investigadores que se auto-promueven, que lo gastarán y, como yo predigo, no encontrarán nada de mucho interés.

El financiamiento que la Fundación John Templeton les ha otorgado a los defensores de la SEE puede ser crucial para cambiar el rumbo de este debate. Dicho proyecto multitudinario e interdisciplinario tiene el cometido de atraer estudiantes, investigadores e instituciones, con el posible efecto del cambio en la imagen pública de la SEE. Las pugnas por el financiamiento en las ciencias son, en realidad, más complejas, pues no sólo involucran a los fondos *per se*, también incluyen la posibilidad de agenciar plazas, estudiantes de posgrado, puestos en comités, etcétera (véase Beatty, 1994). Este es un asunto que requiere de una investigación más detallada. El desenvolvimiento de esa historia está abierto a las contingencias que puedan suscitarse. Regresaré al horizonte futuro de la SEE en el capítulo VI.

Es importante resaltar que no es la primera vez que la Fundación John Templeton otorga financiamiento a investigaciones en biología evolutiva. Desde la década pasada, la fundación destina anualmente alrededor de \$70 millones de dólares para ‘grants’ de diversa índole, \$40 millones de los cuales se encaminan a investigaciones en cosmología, biología evolutiva y psicología (Waldrop, 2011, p. 323). Por ejemplo, de 2009 a 2014 la Fundación destinó \$10,500,000 de dólares (un monto mayor al que recibieron Laland y sus colegas) a un equipo liderado por el biomatemático Martin Nowak de la Universidad de Harvard para financiar un proyecto denominado “Preguntas Fundacionales en la Biología Evolutiva” (“Foundational Questions in Evolutionary Biology”; véase <https://sites.fas.harvard.edu/~fqeb/>).<sup>125</sup> Con lo anterior quiero señalar que no fue un

---

<sup>125</sup> Algunas de esas ‘preguntas fundacionales’ eran: “¿Cómo comienza la evolución? ¿Cuál es la fuente de la novedad en la evolución? ¿Existen diferentes tipos de evolución, y hay evolución en el contexto de la evolución misma? ¿Cómo la evolución puede promover la cooperación? ¿Cuáles son las diferencias entre la evolución genética y la evolución cultural, y cómo pueden formalizarse estas diferencias? ¿Cuál es el rol del azar (estocasticidad) en las dinámicas evolutivas? ¿Por qué es creativa la evolución? ¿Cuáles son límites típicos de la evolucionabilidad, y cómo son éstos trascendidos? ¿Qué modificaciones fenotípicas pueden evolucionar? ¿Cuáles son las fuentes de la variación (en la evolución cultural)? ¿Por qué la evolución (en ocasiones) puede llevar a una complejidad creciente? ¿Cuáles son los orígenes evolutivos de la emergencia?” (la lista completa puede consultarse en <https://sites.fas.harvard.edu/~fqeb/questions/>). Entre las publicaciones destacadas del proyecto se cuentan: Nowak et al. (2010) y Nowak & Highfield (2011) (de nueva cuenta, la lista completa puede consultarse en <https://sites.fas.harvard.edu/~fqeb/publications/>).

hecho excepcional que la SEE recibiera financiamiento de la Fundación John Templeton, pues subvencionar investigaciones sobre preguntas cruciales en biología evolutiva es una práctica frecuente de esa institución.

La revista *Science* dedicó una nota al financiamiento de la Fundación John Templeton, dándole voz a críticos y partidarios de la SEE (véase Pennisi, 2016). En el artículo de la periodista Elizabeth Pennisi, Greg Wray y Hopi Hoekstra, miembros del ‘core-set’ alineados con la TEE, arguyen que ese financiamiento es una oportunidad de oro para que la SEE demuestre si de verdad tiene soporte empírico o es sólo un intento grandilocuente por agitar las aguas. Jerry Coyne se pronunció más severamente: para él, ese dinero está manchado por la agenda religiosa detrás de la institución proveedora (Pennisi, 2016; para un análisis sobre el papel del debate ciencia-religión en los proyectos financiados por la Fundación John Templeton, véase Waldrop, 2011; véase también Coyne, 2016b, el artículo con el que el biólogo evolutivo reaccionó a Pennisi, 2016).

El financiamiento de la Fundación John Templeton también ha dado pie a un tipo de estrategia distinta para minar la credibilidad de la SEE: se le adjudica el oscuro propósito de querer construir ‘nichos académicos’ en aras de alcanzar una cornucopia de abundancia monetaria. Se ha argumentado, por ejemplo, que la teoría de construcción de nicho, uno de los componentes explicativos más importantes de la SEE, no aporta nada al pensamiento evolutivo de la TEE y sólo ha servido como herramienta retórica para construir un nicho académico falazmente engrandecido (Gupta *et al.*, 2017; dicho artículo se intitula “*Teoría de construcción de nicho en la teoría evolutiva: ¿la construcción de un nicho académico?*”). Adicionalmente, Gupta *et al.* (2017) señalan que la teoría de construcción de nicho encarna todos los problemas que afectan al sistema de publicaciones de la ciencia contemporánea: los puntos ciegos en las revisiones arbitradas por pares y la propagación irrestricta de “post-verdades”.<sup>126</sup> Feldman *et al.* (2017), incluyendo algunos miembros del ‘core-set’ de la SEE, han respondido, en la misma revista, con un tono igualmente confrontativo, que parece un espejo de cómo los defensores de la TEE han tratado al marco conceptual en disputa:

---

<sup>126</sup> Coyne (2017) escribió un texto celebrando la publicación de Gupta *et al.* (2017), en el que coincide con la mayoría de los puntos de crítica delineados por los autores.

Gupta *et al.* caracterizan rudamente a los investigadores de la TCN como ‘confundidos’ o desplegando ‘artilugios retóricos’, sin revisar si su entendimiento del trabajo que critican es correcto. La combinación de sus atroces afirmaciones y su pobre trabajo académico ha llevado a la propagación extensiva de desinformación sobre la TCN y a la confusión de qué de hecho son la construcción de nicho y su teoría (Feldman *et al.*, 2017; p. 507).

En suma, las fuentes del financiamiento de los proyectos de la SEE (principalmente la subvención otorgada por la Fundación John Templeton), la vinculación (in)voluntaria con el Diseño Inteligente y la pretendida ‘construcción de nichos académicos’ son tres de las críticas que se le han hecho a este marco conceptual (y que potencialmente podrían contribuir al cierre del debate), que podemos entresacar desde la óptica sociológica.

#### ***IV. 5. Las pugnas por el capital científico de la biología evolutiva***

«No se trata de visiones del mundo completamente incompatibles, se trata de quiénes sostienen la antorcha —quiénes son los herederos legítimos del patrimonio intelectual darwiniano»

— Krakauer *apud* Whitfield (2008, p. 284).

Los científicos adscritos a campos de investigación biológica compiten entre sí por recursos pecuniarios, pero también lo hacen para obtener recursos simbólicos como prominencia y prestigio, percibidos socialmente (intra e interdisciplinariamente) por las comunidades académicas. Como argumentan Arroyo-Santos *et al.* (2014, p. 834), la promoción discursiva de ‘nuevas síntesis’ usualmente constituye un elemento crucial en el destino experimentado por iniciativas teóricas en pugna. El debate entre la TEE y la SEE también se libra por el control del capital científico-simbólico de la biología evolutiva, y no sólo por la obtención de financiamiento.

Hace algunas décadas, el historiador de la biología John Beatty argumentó que la distinción entre causas próximas y causas últimas trazada por Ernst Mayr (como vimos en el Capítulo III, subsección III.1.2, uno de los puntos álgidos del debate de la SEE en el plano teórico-epistémico) se explica en el contexto de una estrategia retórica para afianzar la figura de los biólogos organísmicos, que en los años sesenta estaban siendo desplazados por los biólogos moleculares que inundaban las universidades

estadounidenses, al resaltar que un tipo de causalidad en los sistemas biológicos (*i.e.* las causas últimas/evolutivas) sólo podían ser estudiadas por los naturalistas, cuyos métodos, al atacar diferentes preguntas, no podían resultar obsoletos ante los análisis y manipulaciones libradas en el plano molecular (véase Beatty, 1994). El mantenimiento de la dicotomía entre causas próximas y causas últimas, o su reemplazo por la visión de causalidad recíproca, es sintomático del tipo de control simbólico (y financiero) que está en juego en el debate contemporáneo: ¿Qué tipo de biólogo evolutivo debe preservarse legítimamente o fomentarse en las próximas generaciones? ¿El genetista de poblaciones que suscribe los principios de la TEE, o el biólogo evolutivo que, amparado en la SEE, estudia el desarrollo embrionario, la plasticidad fenotípica y la herencia extragenética con herramientas y prácticas distintas?

Como han argumentado algunos sociólogos de la ciencia, los sistemas de recompensa y gratificación en las ciencias producen desigualdades y estratificación, es decir, una diferenciación social vertical a la cual está asociada, generalmente, una división de las funciones, valores y mecanismos de legitimación, o de relaciones de dominación (Vinck, 2014, p. 132). En la biología evolutiva, la estratificación también es subdisciplinar: los genetistas de poblaciones suelen situarse por encima de los embriólogos o los ecólogos evolutivos, por dar un par de ejemplos. Para Robert Merton, el alcance y excelencia de los trabajos científicos explican el reparto desigual del reconocimiento (pues él creía que, en el fondo, la ciencia es una meritocracia);<sup>127</sup> empero, en la biología evolutiva, la preeminencia de los genetistas de poblaciones se explica por la historia de la disciplina y el control hegemónico que éstos han ejercido sobre el campo desde finales de la década de los sesenta.

Los estudios sociales de la ciencia apuntan a que, en el seno de las controversias, los científicos participan estratégicamente en la “construcción de sus audiencias”, y que la historia de éstas (con los constreñimientos que imponen, las oportunidades que abren y los horizontes de expectativas de los que parten) juega un papel muy importante en los derroteros de los debates (véase Delborne, 2011; consúltese un ejemplo histórico de “construcción de audiencias” en Shapin, 1988): los impulsores de la SEE deben dirigirse

---

<sup>127</sup> Como dice Bourdieu: “[...] el estructural funcionalismo [de Merton] concibe el mundo científico como una «comunidad» que se ha dotado de instituciones justas y legítimas de regulación y en la que no existen luchas; o, por lo menos, no existen luchas respecto a los objetivos de las luchas” (Bourdieu, 2003, p. 28).

a una audiencia de biólogos evolutivos (inscritos dentro y fuera del ‘core-set’) que, durante la mayor parte de su formación académica y sus trayectorias profesionales, han estado expuestos (en ocasiones exclusivamente) a los marcos teóricos de la TEE.

Las discusiones anteriores pueden enhebrarse desde una perspectiva que conciba a la biología evolutiva como un “campo científico” de fuerzas encontradas. Siguiendo a Bourdieu:

En la relación entre los diferentes agentes (concebidos como «fuentes de campo») se engendran el campo y las relaciones de fuerza que lo caracterizan (relación de fuerzas específica, propiamente simbólica, dada la «naturaleza» de la fuerza capaz de ejercerse en el campo, el capital científico, especie de capital simbólico que actúa en la comunicación y a través de ella). Más exactamente, son los agentes, es decir, los científicos aislados, los equipos o los laboratorios, definidos por el volumen y la estructura del capital específico que poseen, quienes determinan la estructura del campo que los determina, es decir, el estado de las fuerzas que se ejercen sobre la producción científica, sobre las prácticas de los científicos. El peso asociado a un agente, que soporta el campo al mismo tiempo que contribuye a estructurarlo, depende de todos los restantes agentes, de todos los restantes puntos del espacio y de las relaciones entre todos los puntos, es decir, de todo el espacio (Bourdieu, 2003, p. 65).

Los defensores de la TEE, con sus fuerzas mayoritarias, determinan actualmente la estructura del campo de la biología evolutiva, en la que quieren irrumpir los partidarios de la SEE (que, de ganar influyentes seguidores, trastocarían el campo de fuerzas y podrían reconfigurarlo).<sup>128</sup>

En el marco propugnado por Bourdieu, la fuerza vinculada a un agente depende “del volumen y de la estructura del capital de diferentes especies que posee. El capital científico es un tipo especial de capital simbólico, capital basado en el conocimiento y el reconocimiento. Este poder, que funciona como una forma de crédito, supone la confianza o la fe de los que lo soportan porque están dispuestos (por su formación y por el mismo hecho de la pertenencia al campo) a conceder crédito y fe” (Bourdieu, 2003, pp. 65-66). La estructura de la distribución del capital científico determina la estructura del campo: el control de una cantidad importante de capital confiere un poder sobre el campo, y, por tanto, sobre los agentes menos dotados de capital (y sobre el derecho de

---

<sup>128</sup> Latour (1987) ha argumentado que reclutar aliados que amparen los mismos conceptos y estándares es crucial para darle cientificidad a un marco conceptual, sobretodo cuando está pugna con otro. Reclutar aliados es otro mecanismo social para obtener credibilidad epistémica.

admisión en el campo). Por lo expuesto en este capítulo, queda claro que los defensores de la TEE, en el 'core-set' y en la capa subsiguiente del esquema de Collins, tienen el dominio del capital científico-simbólico en la biología evolutiva, y los exponentes de la SEE, dotados de una menor dosis de capital, se encuentran bajo el yugo discursivo de los que detentan el poder.

Según Bourdieu, en un campo científico los conocimientos producidos no valen por sí mismos. Su valor proviene del hecho de ser intercambiables por otros bienes y, adicionalmente, depende de la importancia que otros científicos adjudiquen al intercambio. Para el sociólogo francés, una producción científica no extrae su valor de su conformidad con la realidad o con las normas científicas y éticas, sino del interés que los otros investigadores le otorguen y a lo que estén dispuestos a dar a cambio. “No existe ninguna instancia sobresaliente y neutra que pueda atribuir un valor fuera del equilibrio de fuerzas entre grupos científicos con intereses en competencia. El investigador debe, pues, *luchar por hacer reconocer* ese valor, por ejemplo, imponiendo nuevos criterios de evaluación, normas y reglas de científicidad” (Vinck, 2014, p. 148; cursivas en el original). Con el proyecto de la Fundación John Templeton y otros esfuerzos, los proponentes de la SEE deben mostrar y develar el valor de los bienes de cambio de su marco conceptual; sólo así podrán reconfigurar la arena de fuerzas de la biología evolutiva contemporánea.

De acuerdo con la idea del campo científico de Bourdieu, los competidores no dejan de emplear su escepticismo y de reducir las pretensiones de su contrincante en cuanto a la originalidad y a la científicidad de su desafío. Esto es justo lo que observamos en el caso de los defensores de la TEE que se valen de injusticias epistémicas y otras estrategias discursivas (como imputarles una agenda religiosa o apetencia por construir un nicho académico) para acallar las críticas de la SEE y reducir la credibilidad de sus proponentes (secciones IV. 3 y IV. 4). Los defensores de la SEE deberán actuar con astucia, como dice Vinck en la cita previa, aprovechando el proyecto de la Fundación John Templeton, para intentar modificar las relaciones de fuerza en la biología evolutiva.

Latour y Woolgar (1979) en su libro “*Laboratory Life*”, además de aportar una novedosa mirada etnográfica a las prácticas de la ciencia experimental, retoman el

modelo de Bourdieu y proponen una versión modificada que aspira a dar cuenta de la diversidad de prácticas de trabajo y de la pluralidad de motivaciones de los actores: en ésta, se reemplaza la noción de crédito por la de credibilidad, en la que están encapsulados los investigadores, los datos científicos, los instrumentos, el reconocimiento, las estrategias de inversión en hipótesis, los métodos y las publicaciones. Las producciones científicas (generalmente, en forma de artículos especializados) se transforman e insertan en un ‘ciclo de credibilidad’ mediante el reconocimiento de los pares y de nuevos recursos a invertir para mantener y desarrollar las actividades científicas, entiéndase, la publicación de nuevos artículos que sigan alimentando el ciclo de credibilidad (véase Latour & Woolgar, 1979, capítulo 5). Los defensores de la SEE pueden comenzar a imponerse en el campo de la biología evolutiva contemporánea si refuerzan un ciclo de credibilidad que les permita cambiar los vectores de fuerzas de la TEE. Para lo anterior, será indispensable una adecuada “construcción de audiencias” (en el sentido explorado por Delborne, 2011).

Un ejemplo de lo anterior es la prestigiosa ‘Darwin Review’ publicada en 2015 por Kevin Laland y sus colegas del ‘core-set’ de la SEE en los *Proceedings of the Royal Society B* (véase Laland *et al.*, 2015), que ha tenido una mejor acogida que la confrontativa pieza de *Nature* de 2014 y, hasta el día de hoy (segunda quincena de mayo de 2019), ha sido citada en más de 400 ocasiones. Como se argumentó en el capítulo precedente, en ese artículo Laland y colaboradores desgranar los fundamentos teóricos de la SEE, sus diferencias con la TEE y desglosan las nuevas predicciones que pueden ponerse a prueba a partir de su marco conceptual.

En suma, es posible concebir el debate alrededor de la SEE como enmarcado dentro de un campo científico de fuerzas encontradas (de acuerdo con las teorizaciones de Pierre Bourdieu). Dos elementos centrales que podrían coadyuvar en el cierre del debate en los próximos años son el financiamiento y la credibilidad (aunada al crédito científico). Antes de proseguir con la recapitulación y las conclusiones de este capítulo, resta destacar la participación de un agente adicional en el debate sobre la SEE, que ha modificado las dinámicas sociales de maneras interesantes.

#### **IV. 6. ¿Una controversia manufacturada? El papel de las revistas científicas en el debate de la SEE**

«[La biología evolutiva] es una cruzada moderna por el santo grial, pero con pocos caballeros. En un tiempo que exige visión científica, la investigación ha sido secuestrada por una industria de codicia, con libros [y revistas] de evolución promocionados como el aceite de serpiente en un carnaval»

–Susan Mazur (2010, p. viii), *The Altenberg 16: An Exposé of The Evolution Industry* (texto entre corchetes añadido).

En el marco del congreso internacional de la Sociedad de Historia, Filosofía y Estudios Sociales de la Biología que se llevó a cabo durante el mes de julio de 2017 en la ciudad de São Paulo, Brasil, Kevin Laland presentó una de las dos conferencias magistrales intitulada “¿Qué uso tiene una Síntesis Evolutiva Extendida?” (“What use is an extended evolutionary synthesis?”; <http://ishpssb2017.abfhib.org/ISHPSSB-2017-program.html>), con un subtítulo añadido que no apareció en los programas impresos “Las incursiones de un biólogo ingenuo en la filosofía y la sociología de la biología evolutiva” (“A naive biologist's forays into the philosophy and sociology of evolutionary biology”). Lo anterior es sintomático de que, incluso en los estudios metacientíficos sobre la biología, la SEE está cobrando importancia. Durante ese mismo congreso, entrevisté a Kevin Laland sobre algunos aspectos de la historia del marco conceptual que está provocando tanta ebullición en la biología evolutiva. En lo que sigue, vincularé algunos elementos de esa entrevista que apuntalan el análisis sociológico emprendido en este capítulo y que permiten visibilizar a otro agente que ha participado en la configuración de este debate: las revistas científicas.<sup>129</sup>

Kevin Laland cuenta que el artículo que acabó publicándose en los *Proceedings of the Royal Society B* en 2015, fue enviado, en primera instancia, a la revista *Nature* en 2014 (esta información también ha sido corroborada por Tobias Uller y Gerd B. Müller en otras comunicaciones personales que sostuve con ellos en marzo de 2019). El editor correspondiente (cuya identidad no fue revelada) rechazó el artículo, so pretexto de que trataba temas muy espinosos que debían ser abordados con mayor extensión; sin embargo, en una decisión paradójica, el editor solicitó transformar el tono y el formato

---

<sup>129</sup> La entrevista que sostuve con Kevin Laland se llevó a cabo el 17 de julio de 2017. A lo largo del congreso (que transcurrió del 16 al 21 de julio) mantuve un par de charlas informales adicionales con Laland, que me permitieron regresar a lo discutido durante la entrevista.

del artículo, pasando de una pieza especializada para biólogos evolutivos, a una divulgativa para audiencias más amplias. El equipo editorial de *Nature* definió que habría dos columnas, con sendos cohortes de biólogos evolutivos exponiendo posturas contrapuestas e irreconciliables, debatiendo si la teoría evolutiva necesitaba repensarse.<sup>130</sup> Laland rememora que se suscitaron alrededor de veinte rondas de intercambio entre los autores (los partidarios de la SEE) y los editores de *Nature*; en cada ocasión, el texto corregido por los biólogos evolutivos era rechazado por los editores, por no ajustarse al estilo de la pieza que buscaban.<sup>131</sup> Las tensiones crecieron entre los autores y los editores. “En algún momento pensamos en rendirnos; pero decidimos atenernos a algunas de las peticiones de la revista” [*verbatim*] (Laland, comunicación personal). Además, los defensores de la SEE nunca tuvieron oportunidad de leer la respuesta de sus contrincantes (ellos, por otra parte, sí pudieron leer la última versión que conformaría la columna del ‘Sí, urgentemente’).

A partir de la publicación de *Nature*, la Fundación John Templeton contactó directamente a Kevin Laland para proponerle someter, junto con sus colegas, un proyecto multimillonario para poner a prueba las predicciones y las ideas de la SEE. La publicación de ese artículo de dos columnas, un evento contingente y derivado de los designios del equipo editorial de *Nature*, cambió el curso de las discusiones en el campo científico y le otorgó gran visibilidad pública a la SEE. La fuerte polarización entre la SEE y la TEE se acentuó y se formuló como una dicotomía en la que los biólogos evolutivos del globo deben tomar partido, pero sólo ocurrió después de la aparición de ese artículo en *Nature*; sin embargo, ese choque de fuerzas, ese enfrentamiento declarado entre los defensores de la TEE y aquellos que impulsan a la SEE, fue, en 2014, el resultado de una decisión editorial que buscaba fomentar el cotilleo académico y conseguir múltiples lectores para la revista británica. La consolidación de dos bandos, discursivamente dicotómicos, a los que uno tiene que adscribirse, sin matices, sin continuos, fue el subproducto de una estrategia publicitaria para la revista *Nature*, táctica que fue increíblemente exitosa e invisible dentro de la comunidad de biólogos

---

<sup>130</sup> En 2016, durante el congreso de la Sociedad Panamericana de Biología Evolutiva del Desarrollo (PanAmEvoDevo 2016, Berkeley, California), Gregory Wray, miembro del ‘core-set’ que apoya a la TEE, contó en una mesa plenaria que *Nature* los buscó a ellos (los firmantes del “No, todo está bien”), como una iniciativa original de la revista (Francisco Vergara-Silva, comunicación personal).

<sup>131</sup> Uller y Müller también coinciden, con testimonios independientes, con la ocurrencia de esa dinámica.

evolutivos que comenzaron a prestar atención al ‘pretendido debate frontal’ (que hoy nadie duda que es tal, pero quizá no lo *era* en ese momento).<sup>132</sup>

Por lo tanto, sugiero que es posible conceptualizar el debate de Laland et al. (2014) vs. Wray et al. (2014) como una *controversia manufacturada* por la revista *Nature*. El término de “controversia manufacturada” proviene de los estudios de retórica científica de la académica Leah Ceccarelli (2011), pero abrevio de éste de una forma completamente laxa. Ceccarelli (2011) emplea el término de manera específica para caracterizar a aquellas situaciones en las que se promueve o se difiere una medida de política pública al anunciar que existe un acalorado debate tecnocientífico en curso, aunque prime el consenso en las comunidades científicas pertinentes al respecto del asunto diana, situación que no se corresponde con el contexto de la SEE (para una crítica de la noción de “controversia manufacturada”, véase el intercambio Fuller, 2013; Ceccarelli, 2013). En lo atinente a los contenidos de este texto, utilizo el término de “controversia manufacturada” simplemente para designar una acción deliberada de las políticas editoriales de la revista *Nature*, que tuvo consecuencias al modelar el debate entre la SEE y la TEE como una dicotomía insalvable; de ninguna forma implíco que existía un consenso previo en los bandos evolucionistas, o que el debate en torno a la SEE tenga, en estos momentos, incidencias directas en política pública (aunque trataré brevemente las implicaciones ético-políticas de esta visión de la evolución en el cierre del Capítulo VI de esta tesis).

Las revistas científicas juegan un papel central en el debate sobre la SEE (incluso podría pensarse que lo fomentaron en su forma actual o atizaron el fuego), aunque suele estar invisibilizado. Aquí, me gustaría enfatizar la importancia de analizar sociológicamente con mayor detalle cómo las revistas científicas esculpen y constriñen los discursos en los debates científicos (y cómo esto cambia los derroteros de las discusiones). La revista *Nature* no ha sido la única que ha participado activamente fomentando una presentación antitética entre la SEE y la TEE. El filósofo de la biología Alan Love me relató durante el congreso de la ISHPSSB de 2017 que, después del anuncio del financiamiento de la Fundación John Templeton, la periodista científica Elizabeth

---

<sup>132</sup> Con lo anterior no quiero sugerir que antes del artículo de 2014 no existiese una controversia alrededor de la SEE; por supuesto que la había, como mostré en el capítulo II, pero ésta no recaía en el enfrentamiento directo e insalvable de la SEE con la TEE.

Pennisi, famosa corresponsal de la revista *Science*, lo buscó a él para dar una opinión. Pennisi se mostró muy insistente para obtener de Alan Love la declaración que esperaba: que la SEE sería “verdaderamente revolucionaria” y desbancaría categóricamente a la TEE (Love, comunicación personal). Love, al no ceder y no declarar lo anterior, terminó siendo citado en esa nota diciendo un palique intrascendente: “La cantidad de dinero es obviamente significativa, y eso permite un proyecto de mucha mayor escala de lo que sería posible de otra manera” (Love *apud* Pennisi, 2016, p. 394).

Con la publicación del artículo de *Nature*, Laland y sus colaboradores obtuvieron la oportunidad de someter el artículo original a la revista *Proceedings of the Royal Society B*. Después de su aparición en 2015, un gran número de biólogos evolutivos partidarios de la TEE le escribieron al editor de *Proceedings of the Royal Society B* para quejarse de cómo un “atajo de idiotas” (“a bunch of idiots”, en palabras de Laland) pudieron haberse agenciado una nota de revisión tan prestigiosa (Laland, comunicación personal). En respuesta, el editor les ofreció escribir un contrapunto en el ‘Darwin review’ del año siguiente (que terminó publicándose en 2017, véase Charlesworth *et al.*, 2017). En ese gesto del editor se estaba reafirmando el carácter dicotómico y confrontativo de la TEE y la SEE. Laland fue revisor de esa respuesta, pero la renuncia del editor en 2016 lo trastocó todo y, con la incertidumbre del ascenso de un nuevo editor, el artículo de Charlesworth *et al.* se publicó sin atender los comentarios de Laland y los otros revisores críticos (Laland, comunicación personal). Con el caso anterior, también espero mostrar que las revistas científicas son un agente importante en la configuración del debate entre la SEE y la TEE.

En este capítulo reconstruí los disensos y las desavenencias teórico-conceptuales que subyacen en el debate entre la SEE y la TEE. Posteriormente, me aboqué a mostrar qué tipo de estrategias discursivas emplean los defensores de la TEE para desprestigiar a los proponentes de la SEE como ‘pares epistémicos’. Se señaló que, además de estas estrategias discursivas (como la movilización de injusticias epistémicas o la imputación de agendas pro-Diseño Inteligente), otros elementos extracientíficos que podrían dirimir o cerrar el debate son las fuentes de financiamiento y las pérdidas de credibilidad científica. Argumenté a favor de usar las nociones de Pierre Bourdieu para caracterizar

el debate entre la SEE y la TEE en términos de un campo científico de fuerzas asimétricas encontradas. Finalmente, argüí que las revistas científicas constituyen un actor adicional (hasta ahora invisibilizado) en el debate, pues han fomentado y construido la imagen de que ambas posturas están en pugna y una debe reemplazar a la otra. Más allá de las contribuciones de este texto, hacen falta análisis sociológicos (y etnográficos) más detallados para entender las dinámicas y dimensiones de este importante debate en el seno del evolucionismo contemporáneo.

En el apartado de discusiones generales y conclusiones de esta tesis (Capítulo VI), discutiré la posible persistencia de la SEE en el paisaje de la biología evolutiva contemporánea desde una óptica de la filosofía de la ciencia centrada en prácticas (usando la noción de ‘repertorios’ de Rachel Ankeny y Sabina Leonelli; Leonelli & Ankeny, 2015; Ankeny & Leonelli, 2016) que permite vincular muchas de las discusiones epistémicas y sociológicas que se han expuesto a lo largo del texto. En lo que sigue desarrollaré algunas discusiones históricas e historiográficas que atañen a la SEE (Capítulo V): (i) pondré sobre la mesa algunas notas sobre la historia de algunas tentativas previas de extensión de la SM, que tuvieron lugar a partir de la década de los ochenta del siglo pasado (*p. ej.* la Teoría Jerárquica de la Evolución defendida por Niles Eldredge y colaboradores); y (ii) avanzaré una reflexión sobre las ‘perspectivas biológicas centradas en el organismo’ de las primeras décadas del siglo XX (*p. ej.* el organicismo británico y estadounidense, la biología de totalidades germánica y el materialismo dialéctico) y cómo se conectan (o no) con el debate sobre una SEE.

## CAPÍTULO V.

# Regreso al organismo: extensiones de la Síntesis Moderna y los ‘organicismos’ del siglo XX

«La mano muerta del pasado todavía produce efectos en el presente a través del conservadurismo del lenguaje. Todavía luchamos con el mismo equipamiento lingüístico mucho después de que la acumulación de hechos haya dejado de ser acomodada por él. ¿Quién, si ha pensado en los problemas embriológicos en absoluto, no ha sentido la agonizante tensión mental engendrada por la dificultad de encontrar la expresión verbal adecuada para algo que parece ser tolerablemente claro en el pensamiento? ¿Y quién, en semejante predicamento, no ha acogido con entusiasmo la llegada oportuna de una sugerente metáfora o de alguna elipsis conveniente?»

– Joseph Henry Woodger (1945, p. 92).

«Los significados, las comunidades, las personas, *los organismos*, los paisajes y los artefactos se configuran, se constituyen, se traen a la existencia—*se forman—en la implacable relacionalidad emergente que es el mundo*. Lejos de connotar un tipo fijo, la forma es un proceso formativo»

– Donna J. Haraway (2004, p. xvii; énfasis añadido).

### V. 1. Consideraciones historiográficas sobre la SEE

En capítulos previos se revisaron algunas dimensiones filosóficas y sociológicas entreveradas en el debate en torno a la SEE; en lo que sigue, regresarán al primer plano las dimensiones históricas, pero el foco analítico se verá desplazado: de la gestación de Pigliucci (2007a), Müller (2007a) y el movimiento de renovación en el evolucionismo que se situó en la palestra discursiva con el taller en Altenberg (la materia del Capítulo II) a las raíces históricas más profundas de las ideas de las que abreva la SEE en el siglo XX. Es posible argumentar que la articulación preliminar de los componentes de la SEE (herencia inclusiva, plasticidad fenotípica, biología evolutiva del desarrollo y teoría de construcción de nicho, según Laland *et al.*, 2015) constituye una *novedad*; lo que no es posible sostener, so pena de abdicar a décadas de trabajo historiográfico en la biología,

es que la noción de ‘extender’ la Síntesis Moderna sea una *novedad*.<sup>133</sup> Asimismo, cuando se consideran los componentes o ideas individuales de la SEE tampoco puede predicarse que éstos sean innovaciones conceptuales del evolucionismo del siglo XXI. En este capítulo, hilvanaré una perspectiva diacrónica que nos permita contextualizar históricamente de mejor manera a la SEE.

Desde el advenimiento de la segunda mitad del siglo XX, numerosos desafíos y críticas a la ontología, epistemología y alcance explicativo de la SM surgieron desde diversas trincheras neontológicas y paleontológicas: algunos llamando a expandir la teoría estándar (por ejemplo, reconociendo la acción de la selección natural a múltiples niveles; véase una revisión en Okasha, 2006); otros propugnando por su *extensión* (al integrar subdisciplinas, entidades y/o procesos evolutivos previamente desatendidos o desestimados; *v.gr.* Waddington, 1969; Gould, 1980a; Bonner, 1982; Eldredge, 1985; Wicken, 1987); y una minoría instando al total abandono del marco teórico canónico para dar paso a enfoques radicalmente nuevos, como fue el caso del estructuralismo de procesos de autores como Brian Goodwin (para una visión de conjunto, véase Depew & Weber, 2013; Callebaut, 2010). Un recuento histórico que aspire a aportar claves sobre el surgimiento de la SEE deberá revisar la historia de otras tentativas de ‘extensión’ de la SM, con el propósito de saber cómo se diferencian de éstas, si están conectadas (por ejemplo, abrevando de fuentes comunes), si existe algunas hebras de continuidad histórica entre ellas o son completamente independientes. En la sección V.2 delinearé algunas notas preliminares sobre la(s) historia(s) de las tentativas de extensión de la SM en la segunda mitad del siglo XX.

De todas las tentativas de *extensión* de la SM (previas a la SEE), ahondaré en la Teoría Jerárquica de la Evolución (TJE) del paleontólogo estadounidense Niles Eldredge (subsección V.2. 1), publicada íntegramente por primera vez en su libro de 1985 “*Unfinished Synthesis: Biological Hierarchies and Modern Evolutionary Thought*”

---

<sup>133</sup> Además, no todas las visiones que se alejan de la SM/TEE son la SEE o guardan alguna relación con dicho marco conceptual. Lo anterior podrá parecerle obvio a más de un lector, pero es algo que debe explicitarse. Callebaut (2011), por ejemplo, diferencia una visión de darwinismo generalizado que se distancia de la SEE. En este capítulo no pretenderé realizar una enumeración exhaustiva de las visiones teóricas, contemporáneas o pretéritas, que disienten con la SM/TEE pero que no se alinean con los presupuestos o los ingredientes de la SEE.

(aunque con antecedentes importantes en Eldredge & Salthe, 1984; Salthe 1985), (i) debido a algunas similitudes que guarda con la SEE en el paisaje plural de la biología evolutiva contemporánea al recibir el apoyo y esfuerzos de renovación teórica por parte de un grupo de biólogos, filósofos e historiadores de la biología (véase Eldredge *et al.*, 2016; Autzen, 2016), organizados bajo el nombre de “Grupo de la Jerarquía” (“Hierarchy Group”), y (ii) porque permitirá vincular esa discusión histórica con los movimientos organicistas de principios del siglo XX.

A pesar de la importancia de tratar y contrastar históricamente a la SEE con otros esfuerzos de extensión de la visión hegemónica de la biología evolutiva, centrar todas las discusiones en la SM (o en sus oposiciones) podría desembocar en lo que el filósofo de la ciencia Sergio Martínez (1990) ha llamado “historias monofónicas”:

La historia de la ciencia tradicional es eminentemente *disciplinaria y presentista*, esto es, tiene como meta el estudio del pasado de una disciplina científica, a partir de nuestro entendimiento presente de la disciplina, y trata de reconstruir el pasado para hacer ver cómo hemos llegado *progresivamente* a nuestras formulaciones actuales. Un ejemplo típico y brillante de este método historiográfico tradicional es el libro clásico de E. Mayr *The Growth of Biological Thought* [...]. Mayr trata de reconstruir la historia para mostrar el progreso del pensamiento evolucionista desde Darwin hasta la nueva síntesis [...].

Hay dos presuposiciones implícitas en esta manera de hacer historia. Una es que el crecimiento del pensamiento biológico (y de la ciencia en general) obedece a una dinámica interna que en buena medida es independiente de influencias culturales, filosóficas, y en general sociales. La segunda presuposición es que la reconstrucción de la historia no tiene que preocuparse de hacer comprensibles aquellos desarrollos o programas de investigación que *desde nuestro punto de vista presentista y disciplinario* fueron callejones sin salida. Así, Mayr, por ejemplo, no se ocupa de investigar a fondo las teorías evolucionistas que no pueden verse como desembocando en lo que Mayr considera esencial al pensamiento darwiniano. Estas presuposiciones llevan a la configuración de una estructura narrativa dominada por una sola “voz narrativa” que implícitamente lleva consigo la idea que la función de la historia es comunicar una ‘realidad objetiva’ que no está sujeta a discusión. Llamaremos *historia monofónica* a este tipo de historia (Martínez, 1990, pp. 131-132; cursivas en el original).

El énfasis en la SM invisibiliza las fuentes profundas de las que podrían abreviar las ideas de la SEE, como el acento en la inextricable relación entre organismo y ambiente (y la reciprocidad causal entre ellos), las críticas al genocentrismo y al reduccionismo molecular, o el reconocimiento de la importancia de la plasticidad y

robustez de los organismos en desarrollo. Discusiones en torno a esos temas (y muchos otros más) se suscitaron en las primeras décadas del siglo XX en diversos rincones del globo, enmarcadas bajo distintas *perspectivas teórico-biológicas centradas en el organismo* (que, de forma general, podemos denominar como ‘organicistas’). En la segunda parte de este capítulo (sección V. 3), buscaré construir una *narrativa histórica polifónica* que relacione a la SEE con las posturas organicistas de principios del siglo XX, pues la SEE enarbola la bandera de un marco conceptual centrado en el ‘organismo’ y muchas de las ideas amparadas por ésta resuenan con dichas posturas del pasado. De raigambre kantiana, el pensamiento organicista concebía al organismo como “un *todo* específico, en el cual las partes y sus acciones están relacionadas de manera esencial entre ellas” (Haldane, 1930; p. 70). Para los organicistas, el estudio de la organización de los sistemas biológicos demandaba una visión jerárquica y, para muchos de ellos, el lente ontogenético era indispensable.

Hasta el momento, pocos académicos han prestado atención a las perspectivas organicistas que se articularon en las primeras décadas del siglo XX y éstas han sido relegadas en la historiografía tradicional de la biología (sección V. 3. 2; pero véase Nicholson & Gawne, 2015; Esposito, 2016; Rieppel, 2016; Peterson, 2016; Baedke, 2018b). Los ‘organicismos’ representaban una ruptura en la oposición binaria en el milenar debate entre mecanicismo y vitalismo, y, al incorporar elementos de ambas posturas, se presentaba como alternativas que permitían dirimir este álgido debate en la historia de la biología. Académicos como Daniel Nicholson y Richard Gawne (2015) han comenzado a reconstruir algunos retazos de la historia de los movimientos organicistas que, aunque suscribían visiones teóricas dispares entre sí en múltiples rincones del globo (*v.gr.* organicismo británico, materialismo dialéctico, biología germánica de totalidades), compartían ciertos compromisos epistémicos y ontológicos que permiten englobar a numerosos científicos y filósofos con fines historiográficos (que revisaremos en la subsección V. 3. 1).

Para escribir la historia de la SEE es necesario reconocer las continuidades y/o discontinuidades entre este marco conceptual y las perspectivas centradas en el organismo de las primeras décadas del siglo XX. Esta es una contribución historiográfica positiva para trazar la historia de la SEE (y no sólo negativa, en el sentido de evidenciar

cómo la SEE se aleja de la SM/TEE). Una tesis historiográfica central de este capítulo (que comparto con historiadores como Jan Baedke y Daniel Nicholson, pero que permanece como hipótesis preliminar a ser robustecida con investigaciones ulteriores) es que el *corpus* teórico de la SEE no es *post-Síntesis Moderna* sino *pre-SM*. Las investigaciones contemporáneas hacen patente que la SEE es una reacción de oposición contra la SM/TEE, ciertamente, pero también hay muchos elementos de su historia que quedan invisibilizados si *sólo* se enarbola esa narrativa. Antes de desglosar esos puntos, comenzaré con unas notas preliminares sobre las distintas ‘extensiones’ de la SM en la segunda mitad del siglo XX.

## V. 2. ‘Extensiones’ de la Síntesis Moderna en la segunda mitad del siglo XX

«Todas las teorías cambian, lo que es como debería ser. La teoría evolutiva no es una excepción. Se ha modificado de manera importante al menos cuatro veces en los últimos doscientos años, y constantemente está experimentando cambios y ajustes menores. Ha ocurrido un crecimiento y un cambio excepcionalmente vigoroso y de amplio alcance en la teoría evolutiva durante los últimos diez años, y cuando la historia de la ciencia se escriba en una fecha futura muy lejana, el último cuarto del siglo XX será, creo yo, considerado como un período de gran desarrollo e importancia para la biología»

-Henry Plotkin (1982, p. ix).

«Existe un sorprendente grado de consenso [...]. La teoría evolutiva está en una encrucijada. La síntesis moderna está en problemas. Después de eso, hay menor acuerdo sobre qué camino tomar a continuación»

-John Odling-Smee (1987, p. 327).

Debo comenzar esta sección con una salvedad: aunque muchos académicos como Mayr (1982) parezcan sugerir que hay una continuidad ineludible entre el *corpus* darwiniano y la SM, en las siguientes páginas no cubriré las impugnaciones a la suficiencia explicativa de la teoría de la selección natural de Charles Darwin, ni a lo que genéricamente se ha denominado “darwinismo”<sup>134</sup> (comenzando desde las últimas décadas del siglo XIX hasta la primera mitad del siglo XX; véase Poulton, 1909; Bowler, 1988). Pues, como perspicazmente afirmó el entomólogo Vernon L. Kellogg en 1907, “desde que ha habido darwinismo, ha habido ocasionalmente [supuestos] lechos de

---

<sup>134</sup> Huelga decir que el término “darwinismo” no es provincia exclusiva de la historia de la biología: forma parte de la historia cultural y política de Occidente (véase Moore, 1991).

muerte [“death-beds”] del darwinismo en las portadas de panfletos, discursos y sermones” (Kellogg, 1907, p. 1); una historia de las extensiones del darwinismo requeriría de un tratamiento aparte, que no acometeré aquí (pero véase Depew & Weber, 1995; Gayon, 2003). Es importante resaltar que, discursivamente, en numerosas ocasiones los arquitectos de la SM equipararon su perspectiva emergente con el “darwinismo”, o se situaron como los verdaderos herederos de la teoría de Darwin (para un análisis histórico, véase Smocovitis, 1999; véase también Amundson, 2014), y esto podría resultar una fuente de confusión para la reconstrucción que pretendo realizar.<sup>135</sup> En lo que sigue, me centraré en algunas reformulaciones e impugnaciones dirigidas contra el (supuesto) *corpus* de la SM, comenzando en los albores de la década de los ochenta.

Por esos años, surgieron críticas desde múltiples trincheras, muchas de ellas de corte estructuralista (Gould & Lewontin, 1979; Gould, 1980a; Alberch, 1980; 1982; Saunders, 1989), hacia la potestad irrestricta que, supuestamente, la selección natural (en sus formas teóricas “endurecidas” post-síntesis; véase Gould, 1983) detentaba sobre la evolución de la forma orgánica y en contra de la concepción generalizada sobre la naturaleza aleatoria, gradual e isotrópica de la variación en las poblaciones (Martínez & Andrade, 2014). La idea de los constreñimientos ontogenéticos capitaneaba las polémicas y era uno de los puntos focales que demostraba que la biología del desarrollo concernía de manera determinante a la biología evolutiva (véase Brigandt, 2015).

Los debates que se desdoblaban en la polarización de ‘*adaptación vs. constreñimientos*’ se circunscribían dentro de una crítica mucho más vasta, y un tanto difusa, hacia la Síntesis Moderna (Amundson, 2005): la visión imperante estaba siendo sometida a un gran abanico de críticas metodológicas en ese período, incluyendo la

---

<sup>135</sup> También quedará fuera de los alcances de la tesis lo que historiadoras como Patricia Princehouse (2009) han denominado la “Síntesis alemana” (y sus derivaciones), que rivalizaba en las décadas de los veinte y los treinta con la SM, y era capitaneada por el genetista Richard Goldschmidt y el paleontólogo Otto. H. Schindewolf (*inter alia*). Dicha síntesis incluía a la paleontología, a la biogeografía, a la taxonomía y a la embriología, pero tenía directrices teóricas muy distintas a las de la SM. Por ejemplo, Goldschmidt argüía que la microevolución está desacoplada de la macroevolución, y que cambios cromosómicos que se suscitan durante los devenires de la ontogenia de los individuos producen transformaciones abruptas que son responsables de la aparición de nuevas especies; Schindewolf, en su teoría tipostrofista, argumentaba que los taxa supraespecíficos surgen de forma repentina y siguen períodos de estabilidad evolutiva que conducen a su ulterior extinción. Para una revisión histórica de esta “síntesis internalista” (la forma como el historiador de la biología mexicano Carlos Ochoa bautiza a la “Síntesis alemana”), véase Ochoa (2017, capítulo 3).

infalsabilidad del adaptacionismo, deficiencias al considerar y ponderar fenómenos evolutivos no selectivos como la deriva génica, y la inhabilidad para explicar, desde una óptica estrictamente gradualista, ciertos patrones de cambio observados en el registro fósil (véase, por ejemplo, Gould & Eldredge, 1972).

En general, los ochenta fue una década de profundos desacuerdos con la visión evolutiva dominante (véase Plotkin, 1982, p. ix; véase también los capítulos de Pollard, 1984).<sup>136</sup> Una conferencia sobre macroevolución en el Museo Field de Historia Natural en Chicago, EUA en 1980 fue especialmente controversial: el quid de las discusiones, muchas de ellas que giraban alrededor de los alcances de la teoría del equilibrio puntuado de Gould y Eldredge,<sup>137</sup> era el (presunto) desacoplamiento entre microevolución y macroevolución, cuestión que contravenía a la ortodoxia evolutiva. En dicho evento participaron paleontólogos como Stephen Jay Gould, Niles Eldredge, Elisabeth Vrba, David Raup, John Sepkoski, Steven Stanley, Everett Olson, Anthony Hallam, genetistas como Gabriel Dover, John Maynard Smith, Francisco Ayala y Russell Lande (estos tres últimos alineados en el polo de la SM), embriólogos evolutivos como Pere Alberch y biólogos teóricos como Stuart Kaufman y George Oster (véase Lewin, 1980; para una reseña crítica de la reunión, véase Maynard-Smith, 1981). La cobertura periodística (y las revistas científicas como actores importantes en el desarrollo de las controversias científicas, véase Capítulo IV, sección IV. 6), se asemeja a lo que ocurrió con la reunión de Altenberg en 2008 (Capítulo II, sección II. 3; aunque sin los aspavientos de alguien como Suzan Mazur): “Una conferencia histórica en Chicago desafía el largo dominio de cuatro décadas de la Síntesis Moderna” (Lewin, 1980, p. 883; véase también Adler & Carey, 1982).

Otra reunión importante, en torno al tópico de los constreñimientos ontogenéticos y a la importancia del desarrollo embrionario para entender la evolución fenotípica, que desafió muchos consensos de la SM, tuvo lugar en 1981 en el distrito de

---

<sup>136</sup> La SM “está bajo ataque por fallar en dar cuenta adecuadamente de fenómenos como los patrones puntuados de la evolución que el registro paleontológico parece revelar, el grado de polimorfismo en las poblaciones, la compleja estructura del genoma, la evolución molecular que parece ocurrir independientemente de fuerzas selectivas, la selección multinivel y otros fenómenos” (Rottschaefer, 1990, p. 79).

<sup>137</sup> Un análisis de la retórica involucrada en el debate alrededor de la teoría del equilibrio puntuado puede consultarse en Lyne & Howe (1986); véase también Cachón et al., (2008).

Dahlem en Berlín Occidental, Alemania (Bonner, 1982; para una reflexión sobre el legado histórico de la reunión de Dahlem, véase Love, 2015a; 2015b)<sup>138</sup>.

Los títulos de algunas publicaciones de esos años capturan el descontento generalizado con el marco estándar para explicar la evolución: “Is a New and General Theory of Evolution Emerging?” (Gould, 1980a); “The Evolutionary Synthesis Is Only Partially Wright” (Orzack, 1981); “But Not Wright Enough: Reply to Orzack” (Gould, 1981); “Beyond Darwinism? The Challenge of Macroevolution to the Synthetic Theory of Evolution” (Ayala, 1982); “The Synthetic Theory Strikes Back” (Grant, 1983); “Beyond NeoDarwinism: An Introduction to the New Evolutionary Paradigm” (Ho & Saunders, 1984); “Evolutionary Theory: The Unfinished Synthesis” (Reid, 1985); “Unfinished Synthesis: Biological Hierarchies and Modern Evolutionary Thought” (Eldredge, 1985); “Evolution at a Crossroads: The New Biology and Philosophy of Science” (Depew & Weber, 1985); “More Darwinian Detractors” (Ridley, 1985); “Challenges to the Evolutionary Synthesis” (Burian, 1988); “The Evolutionary Dys-Synthesis: Which Bottles for Which Wine?” (Antonovics, 1987), entre otros.<sup>139</sup>

Paralelamente, se presentaron muchas defensas de los consensos epistémicos de la SM (por ejemplo, el gradualismo estricto o el extrapolacionismo de los procesos microevolutivos para dar cuenta de los patrones macroevolutivos). Un ejemplo es Maynard-Smith (1987), con el título “Darwinism Stays Unpunctured” que hace un juego de palabras aludiendo a la teoría del equilibrio puntuado; otro ejemplo representativo es el texto de G. Ledyard Stebbins y Francisco Ayala (1981) intitulado “Is a New Evolutionary Synthesis Necessary?” (véase también Lande, 1980; Mayr, 1984). Al mismo tiempo, esa fue la década en la que los consensos historiográficos se forjaron al respecto de qué fue exactamente la Síntesis Moderna (aunque, por supuesto, se pronunciaron algunas voces disidentes al respecto de las contribuciones que realizaron diversas disciplinas como la sistemática, la botánica o la genética de poblaciones; véase los

---

<sup>138</sup> Algunos biólogos evolutivos afirman que hay una biología evolutiva “pre-Dahlem” y otra “post-Dahlem” (véase Wagner, 2015).

<sup>139</sup> La historiadora de la biología V. Betty Smocovitis (1996, p. 34) llama a toda esa literatura “anti-síntesis [moderna]”.

capítulos en Mayr & Provine, 1980;<sup>140</sup> una perspectiva historiográfica crítica sobre qué exactamente fue 'sintetizado' durante la SM puede encontrarse en Delisle, 2011).

Las impugnaciones, las solicitudes de dismantelación (v.gr. Antonovics, 1984) y las tentativas de extensión de la SM se presentaron desde muchas aristas y estaban encaminadas en múltiples direcciones, por lo que no pretendo proveer de un tratamiento histórico exhaustivo.<sup>141</sup> El historiador Michael Ruse emprendió una tarea en ese sentido para defender el-darwinismo-de-la-SM de todos los ataques con que lo habían encañonado (véase Ruse, 1982, "*Darwinism Defended: A Guide to the Evolution Controversies*"; véase también Brooks, 1983, intitulado "What's Going on in Evolution: A Brief Guide to Some New Ideas in Evolutionary Theory"). Me limitaré a examinar un par de dimensiones entreveradas en estos debates.

Las discusiones sobre constreñimientos de los ochenta<sup>142</sup> incorporaron de forma marginal elementos de la clase de extensión (putativa) de la SM que quiero discutir brevemente a continuación: *la extensión a través de la incorporación de nuevos supuestos provenientes de las ciencias físicas para repensar la evolución*. Otros puentes entre las discusiones de renovación en el evolucionismo en los ochenta se explicitarán en la subsección V. 2. 2. Según las filósofas Arantza Etxeberria y Laura Nuño de la Rosa, la noción de 'constreñimientos' llegó a la biología proveniente de otros campos que lidian,

---

<sup>140</sup> Mayr y Provine organizaron ese famoso volumen, "*The Evolutionary Synthesis: Perspectives on the Unification of Biology*", a raíz de sus interpretaciones divergentes sobre la historia de la SM (Provine, 1971 en contraste con Mayr, 1973; véase también Smocovitis, 1996, capítulo dos). A Mayr le interesaba afianzar (sus) consensos sobre la historia de la SM.

<sup>141</sup> Dejaré de lado muchos temas interesantes para una historia social del evolucionismo en la década de los ochenta, como el resurgimiento de ideas lamarckianas bajo la noción de "selección somática" (véase Steele, 1981; Lewin, 1981), las polémicas sobre el cladismo y la politización del conocimiento taxonómico que directamente estaban relacionadas con la SM (por ejemplo, en el Museo Británico de Historia Natural, véase Wade, 1981), o las críticas al marco evolutivo tradicional por su incapacidad para dar cuenta de la "evolución de las culturas" (véase Plotkin, 1982).

<sup>142</sup> En la reunión de Chicago de 1980, según la cobertura periodística de Lewin, se presentó el siguiente intercambio: "En este punto de la discusión, Maynard Smith se sintió motivado a protestar: 'Estas ideas estructuralistas se presentan como si fueran antagónicas a la Síntesis Moderna. De hecho, encontrarás las ideas principales expuestas aquí en un libro que escribí hace 25 años y en la escritura de muchos otros en la tradición de la Síntesis Moderna', dijo, agregando con evidente preocupación, 'usted está en peligro de impedir la comprensión al sugerir que existe un antagonismo intelectual donde no existe ninguno'. 'Puede que hayas tenido la rueda, John, pero no te alejaste en ella', bromeó Oster con una metáfora reveladora. Gould agregó en tono más serio: 'No es tanto lo que se dice lo que cuenta, sino lo que se hace. Estos fenómenos de los que hablamos pudieron haber sido reconocidos en la Síntesis Moderna, pero el principio que guió todo el trabajo de las últimas décadas ha sido el adaptacionismo'" (Lewin, 1980, p. 886).

consuetudinariamente, con sistemas complejos, como la física o la ingeniería,<sup>143</sup> donde se les interpreta como una “limitación de la variación de algún tipo”, en ocasiones con un carácter creativo o posibilitador (Etxeberria & Nuño de la Rosa, 2009).<sup>144</sup> Precisamente el sentido al que se refieren Etxeberria & Nuño de la Rosa (2009) de restricciones impuestas en un nivel, combinado con la emergencia de propiedades a niveles superiores de una “jerarquía de complejidad”, fue empleado en un artículo muy célebre e influyente escrito por el biólogo francés François Jacob (1977), donde también introdujo la idea de la evolución como bricolaje (“Evolution as Tinkering”). Dos años después, en la crítica al programa panadaptacionista que acometieron Stephen Jay Gould y Richard Lewontin (1979), el sentido de la expresión demudó y adoptó nuevos matices: los constreñimientos pasaron a significar “restricciones filéticas” engendradas por la naturaleza misma de los sistemas ontogenéticos, cuyos estadios tempranos son mucho más *refractarios* al cambio evolutivo que aquellos subsecuentes. La diatriba de estos autores buscaba demoler la visión de la adaptación como la ‘optimización perfecta’ de la forma orgánica labrada por la selección natural (un tema asimismo explorado en el ensayo de Jacob), y, por tanto, los constreñimientos cobraban importancia como los factores rectores de la integración de los diversos niveles de un sistema complejo (tomando en cuenta que la evolución tiene que ajustarse al orden temporal del desarrollo); empero, según Gould, los caracteres contingentes que aparecen tempranamente en la ontogenia pueden “congelarse” y limitar el alcance de la selección natural (véase Gould, 1977). Desde entonces, se ha trabado una pugna interna en el campo semántico de los constreñimientos ontogenéticos entre dos sentidos difíciles de conciliar: (a) limitaciones de la variación morfológica disponible al escrutinio y criba de

---

<sup>143</sup> El flujo de metáforas de la física (de disciplinas tan diversas como la termodinámica o la cibernética) para explicar el desarrollo embrionario en la biología ha sido investigado por la filósofa e historiadora Evelyn Fox Keller en algunos de sus libros (véase Fox Keller, 1995; 2002).

<sup>144</sup> Otrosí, debe reconocerse que la noción de “constreñimiento” que se usó en las últimas décadas del siglo XX es un vino añejo en ánforas nuevas: tiene cierta continuidad histórica con ideas de morfólogos y estructuralistas precedentes y contemporáneos a Charles Darwin, como Geoffroy Saint-Hilaire, Johann Wolfgang von Goethe, Karl Ernst von Baer, Richard Owen, entre otros, así como de biólogos que en la primera mitad del siglo XX enarbolaron la tradición estructuralista y desarrollista desdeñada por los neosintéticos, particularmente Gavin de Beer y D’Arcy Wentworth Thompson (Martínez, 2009).

la selección natural, y (b) factores intrínsecos o genéricos que organizan y articulan la forma orgánica (Etxeberria & Nuño de la Rosa, 2009).<sup>145</sup>

Como ha argumentado Brigandt (2015), el concepto de constreñimientos ontogenéticos, tras la década de los ochenta, se transfiguró en su contraparte positiva (discutida en el Capítulo III, subsección III.1.1) bajo el concepto de ‘evolucionabilidad’ (aunque muchos biólogos trazan hoy la distinción entre ‘sesgos ontogenéticos’ y ‘evolucionabilidad’, como los partidarios de la SEE). Por tanto, estas discusiones en el evolucionismo tienen continuidad con la SEE, pues, recordemos, las nociones de sesgos ontogenéticos y evolucionabilidad son unidades epistémicas ancilares de este marco conceptual (véase Capítulo III, subsección III.4.1).

Comenzando en los ochenta, se presentaron muchos intentos de extensión de la SM a través de la incorporación de nuevos supuestos provenientes de las ciencias físicas,<sup>146</sup> particularmente del estudio de sistemas dinámicos complejos (véase Weber, 2011), para repensar la evolución.<sup>147</sup> Por ejemplo, el biólogo evolutivo Daniel R. Brooks y el sistémata Edward O. Wiley (1986) en su libro “*Evolution as Entropy: Toward a Unified Theory of Biology*”, valiéndose de la teoría de la información y la termodinámica, argumentaron que la evolución (además de por la selección natural) está encauzada por procesos alejados del equilibrio que incrementan la entropía y el contenido informacional de las especies (véase también Wiley & Brooks, 1982). En el mismo tenor, el bioquímico evolutivo Jeffrey Wicken, en su libro “*Evolution, Thermodynamics, and Information: Extending the Darwinian Program*”, pretendió extender la SM a través de implementar la termodinámica fuera del equilibrio a problemas evolutivos, particularmente a los que atañen al origen de la vida (véase Wicken, 1987).<sup>148</sup> Una

---

<sup>145</sup> Huelga decir que algunos autores han presentado propuestas para clarificar y dirimir la dicotomía y buena parte de la literatura sobre constreñimientos aborda, central o marginalmente, la confusión que suscita el término por sí mismo (véase Alberch, 1985; Antonovics & van Tienderen, 1991; Amundson, 1994; Martínez, 2009; Olson, 2019).

<sup>146</sup> Muchos otros buscaban un ‘reemplazo’ y no una ‘extensión’ de la SM; de manera importante, podemos señalar al ‘estructuralismo de procesos’ defendido por autores como Brian Goodwin (1984), famoso biólogo teórico que se formó con Conrad Hal Waddington.

<sup>147</sup> David Depew y Bruce Weber (1995) han discutido cómo dichos enfoques pueden llevar a una síntesis expandida dentro de lo que ellos llaman ‘la tradición de investigación darwinian’ (tomando el término de ‘tradición de investigación’ del filósofo de la ciencia Larry Laudan).

<sup>148</sup> Hay muchos más ejemplos de lo anterior. Verbigracia, Stuart Kauffman (1985) utilizando las herramientas del álgebra booleana y las simulaciones computacionales para evaluar el papel de la

compilación de estas discusiones puede encontrarse en el libro *“Entropy, Information and Evolution: New Perspectives on Physical and Biological Evolution”* editado por Bruce Weber, David Depew y James D. Smith (Weber et al., 1988; véase también Rottschaefer, 1990). ¿Guardan estas tentativas de extensión de la SM alguna relación con la SEE?

Pigliucci (2007a; 2009a) menciona a la teoría de la complejidad como uno de los componentes putativos de la SEE, pero toda alusión a ésta sería abandonada en Pigliucci & Müller (2010b) y en todas las publicaciones posteriores encabezadas por Kevin Laland. En Laland et al. (2014; 2015) no se menciona ninguna de las discusiones relacionadas con la termodinámica fuera del equilibrio, la teoría de la información, ni la teoría de la complejidad, por lo que puede colegirse que esas propuestas de ‘extensión’ de la SM de la década de los ochenta no guardan una relación directa (o fácilmente trazable) con la SEE en la forma en la que está siendo articulada actualmente. Esto sería así si nos quedáramos con las publicaciones posteriores a 2007 relacionadas con la SEE; sin embargo, como se revisó en el capítulo II, sección II. 1, en las publicaciones tempranas de Pigliucci hay una deuda considerable con la teoría de la complejidad y otras tentativas de extensión de la SM que se construyeron con supuestos de las ciencias físicas (que se hace especialmente patente en Pigliucci & Schlichting, 1997; véase también Figura 1 de esta tesis).

Por otro lado, cuando Daniel Brooks (2011) discutió en un artículo reciente sobre la necesidad de contar con una “Síntesis Extendida”, no hizo ninguna alusión a los contenidos discutidos en Pigliucci & Müller (2010a):

El eclipse de darwinismo comenzó a terminarse en la década de 1980 y se mantiene en la balanza hoy. Necesitamos una Síntesis Extendida, usando ‘extensión’ metafóricamente. Debemos extendernos hacia atrás en el tiempo para recobrar importantes aspectos del darwinismo que fueron puestos de lado y después perdidos durante el neodarwinismo, y luego movernos más allá del neodarwinismo para abarcar nuevos datos y conceptos (Brooks, 2011, p. 6).

---

selección natural y la autoorganización en los sistemas en desarrollo y la adaptación; o Robert Ulanowicz empleando la teoría de la información y la termodinámica para modelar y cuantificar las dinámicas de los ecosistemas complejos, que él llamaba, en analogía con los procesos de la ontogenia, “el crecimiento y el desarrollo de los ecosistemas” (véase Ulanowicz, 1986, especialmente el capítulo 7 en el que habla de ‘extensiones’).

Para Brooks, lo único que podría superar ese perdurable “eclipse del darwinismo” (que para él no terminó con la SM) es su propuesta informacional (Brooks & Wiley, 1986) en conjunción con la teoría jerárquica de la evolución de Niles Eldredge (1985) y la perspectiva de “major transitions” de Maynard-Smith & Szathmàry (1995). Lo anterior es un ejemplo muy importante de cómo las así llamadas ‘extensiones’ de la SM no necesariamente se apuntalan entre sí o abonan a un discurso común. En la siguiente subsección trataré con detalle el caso de la TJE de Niles Eldredge, porque otorga un interesante caso de contraste con la SEE y abre el panorama para entender la historia de las ‘extensiones’ de la SM en la década de los ochenta.

### V. 2. 1. *La Teoría Jerárquica de la Evolución de Niles Eldredge*<sup>149</sup>

Para los defensores de la SEE, las palabras del paleontólogo Niles Eldredge en su libro ‘*Unfinished Synthesis*’ resultarán familiares y consonantes con sus objeciones a la TEE:

[...] el problema con la teoría evolutiva contemporánea no es que el paradigma neo-darwiniano esencial sea incorrecto. El problema es que el *argumento de consistencia* de la Síntesis [...] es, en sí mismo, problemático. Ese argumento expresa que el paradigma neo-darwiniano nuclear (la teoría que trata del origen, el mantenimiento y la modificación de la estructura genética intrapoblacional) es consistente con *todos* los fenómenos evolutivos conocidos. Este credo, inocuo e innegable, así como está, ha sido extendido para significar que el paradigma neo-darwiniano de la selección más la deriva, es *tanto necesario como suficiente* para explicar todos los otros fenómenos evolutivos conocidos. Mi posición aquí [...] es simplemente que el paradigma neo-darwiniano es necesario —pero no es suficiente— para esclarecer la totalidad de fenómenos evolutivos conocidos. Incluso podría no ser necesario para explicar ciertos fenómenos particulares (Eldredge, 1985, p. 119; cursivas añadidas).

El *argumento de consistencia* simbolizó un desideratum fundamental en los escritos tempranos de los arquitectos de la Síntesis Moderna (para un análisis, véase Simpson,

---

<sup>149</sup> Esta subsección del manuscrito de tesis es una reproducción cuasi-textual de algunos extractos de un texto de mi autoría que se encuentra en prensa (específicamente de la sección 1): Fábregas-Tejeda, A. (en prensa). Dos debates en torno a la extensión de la ontología de la Síntesis Moderna: trazando puentes dialógicos con la teoría de construcción de nicho. En A. Barahona, M. Casanueva, & F. Vergara-Silva (Eds.), *Biofilosofías para el Antropoceno* (pp. por definir). Ciudad de México: Universidad Nacional Autónoma de México. Me permito citarlo de esa forma dado que no aparece en la sección de Anexos de esta tesis.

1953; Gould, 1982; Beatty, 1986), pero, para Eldredge, pronto se convirtió en un recuento incompleto del mobiliario del mundo biológico, que derivó en una ontología empobrecida (Eldredge, 1985). La SM, usando las palabras del historiador de la biología William Ball Provine (1971), involucró tanto una “síntesis” como una “constricción”. De acuerdo a Eldredge (1985), la SM limitó su atención a sólo unas cuantas entidades biológicas (‘ontológicamente reales’) involucradas causalmente en el proceso evolutivo: genes, organismos,<sup>150</sup> demos y especies, mientras que los taxa monofiléticos de alto rango taxonómico fueron marginados; por otro lado, las entidades ecológicas (p.ej. poblaciones como actores en la conversión y transferencia de materia y energía, comunidades y biotas regionales) fueron pasadas por alto. Eldredge (1985, p. 119) esgrimió un argumento ontológico para impugnar el alcance explicativo de la SM: “[...] si queremos usar el paradigma neo-darwiniano para explicarlo todo, debemos destacar la existencia de algunas entidades biológicas e ignorar (incluso negar) la existencia de otras”. El paleontólogo estadounidense propugnaba por una *ontología extendida* de entidades evolutivas relevantes y, en consecuencia, por una reestructuración de la teoría evolutiva. Eldredge esperaba que una ontología extendida aprehendería fidedignamente lo que él consideraba que subyace en la organización de la naturaleza: una *estructura jerárquica* (Eldredge, 1985).<sup>151</sup>

Para delinear la TJE, Eldredge postuló dos jerarquías discretas de composición anidada, interrelacionadas entre sí pero que no se superponen:

Genes, organismos, demos, especies y taxa monofiléticos forman un sistema jerárquico anidado de individuos que están involucrados con el desarrollo, la retención y la modificación de la información instalada, en su base, en el genoma. Pero hay, al mismo tiempo, una jerarquía paralela de individuos ecológicos anidados—proteínas, organismos, poblaciones, comunidades y sistemas de biotas regionales—, que reflejan la organización económica y la integración de los sistemas vivos. Los procesos dentro de cada una de estas dos jerarquías procesuales, más las interacciones entre estas jerarquías,

---

<sup>150</sup> En la reconstrucción que Eldredge (1985) hace de la ontología de la SM se incluye al *organismo*. Esta postura es ampliamente disputada por el trabajo historiográfico reciente (véase Nicholson, 2014a; Wagner, 2015). Esto se discutirá con detalle en la siguiente sección y regresaré al tema en el Capítulo VI.

<sup>151</sup> Dice Stephen Jay Gould (1980b, p. 151): “La Síntesis Moderna construyó su teoría sobre eventos de pequeña escala que ocurren dentro de poblaciones locales y, *asumiendo un mundo suavemente continuo en lugar de jerárquico, argumentó por la extrapolación completa* hacia millones de años y sobre las transiciones más importantes en la forma” (énfasis añadido).

en mi opinion, producen los eventos y los patrones que llamamos evolución (Eldredge, 1985, p. 7).

Entonces, la TJE desafiaba a la SM al proponer una *ontología extendida de entidades evolutivas* organizadas jerárquicamente (véase una reconstrucción más completa en Fábregas-Tejeda & Vergara-Silva, 2018b). La composición inicial de los niveles de las dos jerarquías de la TJE se ha modificado y refinado en subsecuentes publicaciones (véase Eldredge, 2008; Tëmkin & Eldredge, 2015), pero las ideas principales de Eldredge permanecen: la jerarquía económica/ecológica se centra en la transferencia de materia-energía y en los procesos que conllevan a la supervivencia y, por otra parte, en la jerarquía genealógica/evolutiva ocurre la transmisión de información genética a través de la replicación o la reproducción. Eldredge (1985) señaló que la naturaleza interactiva de los diversos niveles que componen las jerarquías inclusivas de la TJE debe interpretarse con esquemas complementarios de causalidad ascendente y causalidad descendente (véase también Pievani, 2016a; Tëmkin & Serrelli, 2016).<sup>152</sup>

Como se puede constatar en la visión de las dos jerarquías, el marco conceptual de Eldredge buscaba la reintegración de la ecología dentro de la biología evolutiva (otro de los elementos escindidos del evolucionismo durante la consolidación de la SM), pero sin subsumirla dentro del ordenamiento clásico “organismo-población-especie-ecosistema” (Eldredge, 1995). La revaloración de la ecología ocupa un lugar tan prominente en el pensamiento de Eldredge que éste, en aras de apuntalar a la TJE, propuso un modelo sobre las condiciones de estabilidad y los desencadenantes abióticos del cambio evolutivo: el modelo de “la cubeta que chapotea” (“Sloshing Bucket” en inglés; véase Eldredge, 2003). En este modelo, Eldredge (2003) nos invita a imaginar una cubeta rebosante de agua: las dos paredes de la cubeta serían, respectivamente, la jerarquía genealógica y la jerarquía ecológica. Para Eldredge (2003), en la historia de la vida sobre la Tierra, la magnitud de una perturbación ecológica (*i.e.* la magnitud de una sacudida de la cubeta) está relacionada causalmente con la magnitud de la respuesta evolutiva en la jerarquía genealógica. Por ejemplo, perturbaciones ecológicas

---

<sup>152</sup> Causalidad ascendente y descendente en los sentidos que discutimos en el Capítulo III, subsección III. 1. 2.

localizadas, que análogamente representan sacudidas imperceptibles en la cubeta eldredgeana, producen recambios en las poblaciones con la llegada de conoespecíficos que habitaban en las inmediaciones del área afectada; perturbaciones intermedias en ecosistemas regionales o locales desembocan en eventos de especiación; si, por otro lado, la cubeta se sacude vigorosamente, como se supone que ocurre durante los períodos geológicos de extinción masiva, el cambio evolutivo ulterior es drástico, con salpicaduras considerables, incluyendo la desaparición de taxa supraespecíficos y el florecimiento de otros (véase también Brooks & Hobert, 2007; Eldredge, 2008; Pievani & Serrelli, 2013). En la TJE, las interacciones y vaivenes entre las dos jerarquías son cruciales para enmarcar las explicaciones de los sistemas biológicos y su historia en todas las escalas de organización (Pievani & Serrelli, 2013).

La TJE y la SEE buscan una extensión de la SM en dos direcciones ontológicas distintas: la primera provee una *ontología extendida de entidades evolutivas*, mientras que la segunda propone una *ontología extendida de procesos evolutivos*. ¿Sería posible vincularlas para confeccionar explicaciones integrativas sobre los procesos y patrones (micro y macro-) evolutivos? ¿Existen tensiones no declaradas o elementos epistémicos compatibles en estos importantes marcos conceptuales que coexisten en el paisaje plural del evolucionismo contemporáneo, y que coinciden en que la ontología de la TEE está incompleta? En ese sentido, el filósofo de la biología Telmo Pievani, un importante teórico de la versión actual de la TJE, recientemente aseveró: “La biología evolutiva es, por sí misma, una disciplina científica en evolución, que demanda modelos explicativos pluralistas. Conceptos clave formulados por los partidarios de la SEE (...) podrían empatarse *perfectamente* con el marco de referencia multinivel propuesto por la teoría jerárquica” (Pievani, 2016b, p. 363; cursivas añadidas). Hasta la fecha, no se ha emprendido una comparación sistemática entre la SEE y la TJE (fuera de lo expuesto en Fábregas-Tejeda & Vergara-Silva 2018b), por lo que la aserción de Pievani no ha sido puesta bajo suficiente escrutinio. El objetivo de la siguiente subsección será trazar puentes dialógicos desde la historia entre la TJE y la SEE, de cara a discutir las perspectivas centradas en el organismo de las primeras décadas del siglo XX (sección V. 3).

### V.2.2. *Historizando los puentes entre la TJE y la SEE: notas preparatorias*<sup>153</sup>

La TJE emergió en el contexto disciplinar de la naciente ‘paleobiología’, cuando en su seno se estaba gestando una discusión identitaria (de diferenciación con la paleontología) acerca de la necesidad de transitar de los linderos de las ciencias ideográficas (concentradas primariamente en hacer reconstrucciones detalladas y sistemáticas de eventos históricos irreversibles e irrepetibles) a los de las ciencias nomotéticas (aquellas que buscan leyes, mecanismos, regularidades o patrones en los eventos recurrentes) para estudiar problemas relacionados con la macroevolución (véase Gould, 1980b; Sepkoski, 2005; Turner, 2014).<sup>154</sup> Importantes contribuciones teóricas, como la teoría del equilibrio puntuado (Eldredge & Gould, 1972) y la noción de ‘selección de especies’ (Stanley, 1975), coincidieron con la aparición de métodos cuantitativos computacionales y modelos estocásticos que se emplearon para abordar la historia y los patrones de la diversidad en el eón Fanerozoico (Raup et al., 1973; Sepkoski, 1979), los patrones de extinción (Van Valen, 1973) y la evolución de la morfología (Raup & Gould, 1974). La proclamada “revolución paleobiológica” de la segunda mitad del siglo XX (que comenzó en los años setenta y se extendió hasta la siguiente década, con la participación de una enorme constelación de científicos importantes, entre los que se cuentan a Stephen Jay Gould, David Raup, Thomas Joseph Morton Schopf, Jack Sepkoski, James Valentine, Niles Eldredge y Elisabeth Vrba) buscaba el regreso de su disciplina a lo que John Maynard-Smith (1984) había denominado la “alta mesa” de la biología evolutiva (véase Sepkoski, 2012 para una exposición histórica detallada de la “revolución paleobiológica”). No sorprende, entonces, que la reestructuración teórica de la biología evolutiva fuera un ingrediente

---

<sup>153</sup> Esta subsección de la tesis es una reproducción cuasi-textual de la sección 2 de Fábregas-Tejeda, A. (en prensa). Dos debates en torno a la extensión de la ontología de la Síntesis Moderna: trazando puentes dialógicos con la teoría de construcción de nicho. En A. Barahona, M. Casanueva, & F. Vergara-Silva (Eds.), *Biofilosofías para el Antropoceno* (pp. por definir). Ciudad de México: Universidad Nacional Autónoma de México.

<sup>154</sup> La SEE también tiene algunos ideales nomotéticos: busca caracterizar las “leyes de fuentes” (“source laws”, *sensu* Sober, 1984) que subyacen en la generación de la variación fenotípica (que es sesgada por las propiedades, las dinámicas, la historia y los principios organizacionales de los sistemas ontogenéticos en interacción estrecha con el ambiente) sobre la que actúa la selección natural, para complementar las “leyes de consecuencia” (“consequence laws”, *sensu* Sober, 1984) que tradicionalmente estudia la genética de poblaciones (véase Laland et al., 2015).

prioritario *en route* a la consecución de su objetivo (Gould, 1980a; Gould, 1980b; Eldredge, 1985;<sup>155</sup> Eldredge, 1995).

Además de compartir el espíritu renovador de los paleobiólogos (véase Eldredge, 1979), Niles Eldredge comenzó a prestar atención a las discusiones que estaban germinando en el ámbito de la teoría de la complejidad, en particular las exploraciones que científicos de diversas disciplinas (*v.gr.* Salthe, 1975; Allen & Starr, 1982) estaban emprendiendo sobre la naturaleza y las implicaciones de los sistemas jerárquicos en la biología (aspectos que incluso, para Eldredge, trasminaban a ámbitos más amplios; véase Eldredge, 1983). Junto con Stanley N. Salthe y Elisabeth Vrba, Eldredge bosquejó los rudimentos de la TJE, que fueron articulados *in extenso* en su libro de 1985 (véase Vrba & Eldredge, 1984; Eldredge & Salthe, 1984; Salthe, 1985; también Eldredge, 2015, capítulo 6). Michael Ghiselin (1974) y David Hull (1976; 1980) fueron dos importantes influencias filosóficas adicionales para Eldredge, particularmente en la conceptualización de cada nivel de las dos jerarquías de su teoría como individuos (*i.e.* como entidades espaciotemporalmente acotadas), con nacimientos, historias y muertes (Eldredge, 1985).

Algunos académicos, como Wu (2013), consideran que desarrollos teóricos como la TJE o las visiones jerárquicas de los ecólogos de ecosistemas que se publicaron en esos mismos años (*v.gr.* O’Neil et al., 1986) son instanciaciones de una misma “teoría jerárquica”, que se remonta a las contribuciones seminales del polímata Herbert A. Simon sobre los atributos compartidos de los sistemas complejos (Simon, 1962; y sus publicaciones posteriores, *p.ej.* Simon, 1969). Sin demeritar la influencia que Herbert Simon tuvo en muchas de las discusiones epistemológicas y ontológicas sobre jerarquías en el siglo XX, es importante señalar que el pensamiento jerárquico en las ciencias biológicas tiene raíces profundas que no se agotan en las teorizaciones abstractas sobre

---

<sup>155</sup> Resulta interesante mencionar que el título tentativo del libro de Eldredge, antes de que fuera consignado en la imprenta en 1985 como “*Unfinished Synthesis: Biological Hierarchies and Modern Evolutionary Thought*”, era “*The Integration of Evolutionary Theory*” (véase el apartado de referencias en Vrba & Eldredge, 1984).

la complejidad (véase Siqueiros & Umerez, 2007).<sup>156</sup> Y es en estas raíces profundas que comienzan a vislumbrarse los puentes entre las historias de la TJE y la SEE.<sup>157</sup>

### **V. 3. Perspectivas centradas en el organismo en las primeras décadas del siglo XX: desenterrando las raíces históricas de la SEE**

#### *V. 3. 1. El organicismo británico: organismos, organización y pensamiento jerárquico*

En la década de los treinta del siglo pasado, el pensamiento ‘organísmico-sistémico’ tenía una amplia y positiva notoriedad, “reputación sostenida por una tradición importante en las ciencias de la vida. [El biólogo marino William Emerson] Ritter la llamaba ‘biología organísmica’. Otros la llamaban ‘organicismo’” (Esposito, 2016, p. 15). En la Gran Bretaña, un grupo interdisciplinario de biólogos, matemáticos y filósofos comenzó a reunirse en las afueras de la ciudad de Cambridge: buscaban consolidar los principios y la epistemología de una “biología teórica”. Sus miembros fundadores fueron el embriólogo Conrad Hal Waddington, el biólogo teórico y filósofo Joseph Henry Woodger, el bioquímico Joseph Needham, la matemática Dorothy M. Wrinch y el cristalógrafo John D. Bernal; otros participantes más esporádicos fueron la bioquímica Dorothy M. Needham, el filósofo Karl Popper, el polímata Lancelot Law Whyte, el fisiólogo Bertold Wiesner, el matemático George Alfred Barnard y la química Dorothy Crowfoot (véase Abir-Am, 1987 para un recuento detallado; véase también Peterson 2014; 2016). El grupo estaba profundamente influenciado por la filosofía de procesos de Alfred North Whitehead, y sostuvieron reuniones regulares desde 1932 hasta 1938 (véase Abir-Am, 1987; 1991). Las discusiones del *Club de Biología Teórica*, como devino en

---

<sup>156</sup> Sin ir más lejos, el propio Eldredge, en los últimos años de su carrera, se dio cuenta de esto: en su libro “*Eternal Ephemera: Adaptation and the Origin of Species from the Nineteenth Century Through Punctuated Equilibria and Beyond*”, reconstruye algunas raíces decimonónicas del pensamiento jerárquico en la obra de naturalistas que se oponían a la inmutabilidad de las especies, como Jean-Baptiste de Lamarck y Giambattista Brocchi, entre otros (véase Eldredge, 2015). Brocchi, por ejemplo, señeramente concebía a las especies como si fuesen individuos (en el sentido que siglos después discutirían Ghiselin y Hull): trazó una analogía entre los nacimientos y las muertes de los individuos (y sus causas naturales), y los nacimientos y las muertes de las especies (y sus putativas causas naturales); con ello admitió la posibilidad del recambio de especies en la historia de la vida (Pancaldi, 1991; Dominici & Eldredge, 2010).

<sup>157</sup> Por quedar fuera de los alcances de esta tesis, las raíces decimonónicas del pensamiento jerárquico no se explorarán con detalle. En el contexto del siglo XX, se dejarán fuera de la discusión al pensamiento sistémico de Paul Weiss y Ludwig von Bertalanffy (pero sí tocaré sus perspectivas organicistas), las discusiones sobre ‘evolución emergente’ de Conwy Lloyd Morgan y muchas otras posturas jerárquicas.

llamarse,<sup>158</sup> comenzaron a articularse para comprender los pasmosos experimentos del ‘organizador de Spemann-Mangold’ (Peterson, 2014; 2016, capítulos 5 y 6),<sup>159</sup> pero luego gravitaron alrededor de dos nociones centrales para la pesquisa intelectual de conformar una biología teórica: el *organismo* como el elemento articulador y la idea de *organización* de los sistemas biológicos (Etxeberria & Umerez, 2006).

Su visión filosófica centrada en el organismo, tildada genéricamente como “organicismo” en el Reino Unido (que también se desarrolló en otras latitudes del globo en esos mismos años, bajo diversos nombres y con matices propios, como veremos en la siguiente subsección), representaba una ruptura en la oposición binaria entre mecanicismo *versus* vitalismo y, al incorporar elementos de ambas posturas, se presentaba como una perspectiva que permitía dirimir sus álgidos debates (Nicholson & Gawne, 2015). De raigrambre kantiana,<sup>160</sup> el pensamiento organicista concebía al organismo como “un *todo* específico, en el cual las partes y sus acciones están relacionadas de manera esencial entre ellas” (Haldane, 1930; p.70; véase también Needham, 1928). Para los organicistas, el estudio de la organización de los sistemas biológicos demandaba una visión jerárquica (Etxeberria & Umerez, 2006; Umerez, 2013).

De entre la producción de los organicistas británicos, destaca el influyente trabajo que Joseph Needham publicó en 1937, donde propone su concepción integrativa de los niveles de organización como formas sucesivas de orden en una escala de complejidad de estructura, centralización del control y autonomía de los sistemas (Needham, 1937). Joseph Henry Woodger publicó una tríada de artículos (Woodger, 1930a; Woodger, 1930b; Woodger, 1931) en los que argumentó que el concepto de *organismo*, entendido como un sistema jerárquico integrado en cuatro dimensiones (en

---

<sup>158</sup> Esta designación es usual en el trabajo historiográfico, pero debe explicitarse que los miembros del grupo, mientras se reunían activamente, empleaban la expresión “Biotheoretical Gathering(s)” (véase, Abir-Am, 1987).

<sup>159</sup> La embrióloga Hilde Mangold en el laboratorio de Hans Spemann, en un famoso y espectacular experimento de ablación y trasplante, constató que se formaba un segundo eje embrionario cuando se trasplantaba el labio dorsal del blastoporo (bautizado después como centro “organizador”) de embriones de salamandras del género *Triturus* (en etapas tempranas de gastrulación) a la región ventral de éstas.

<sup>160</sup> “Para Kant, el organismo era una entidad particular que requería de la presuposición de un todo intencionado [“purposive whole”] con el fin de entender la organización de sus elementos constitutivos. [...] [L]a unidad orgánica y el poder de la autoorganización caracterizan a un organismo, una entidad que sólo puede ser entendida de forma apropiada teleológicamente y no mecánicamente” (Esposito, 2016, p. 16). Regresaré a las ideas kantianas sobre los organismos en el siguiente apartado de la tesis.

donde las propiedades de las partes dependen de sus relaciones con el todo), era la llave para la unificación de la embriología con la genética. Como afirma la filósofa, otrora historiadora de la biología, Donna Haraway (2004 [1976], p. 4):

Los miembros del grupo [del Club de Biología Teórica] estaban interesados en traer a la biología el poder de la lógica y la explicación matemática, previamente disponibles en las ciencias físicas, pero no eran meramente una variante moderna de trabajadores operando bajo un paradigma mecanicista. Ellos compartían también la perspectiva de que la organización jerárquica, la forma y el desarrollo eran los problemas centrales de una nueva biología. Presintiendo una crisis y compartiendo una visión del futuro, el club intentó de forma consciente hacer explícitas para ellos las implicaciones de sus visiones (texto entre corchetes añadido).

Contra lo que asevera el historiador Joe Cain (2000), el pensamiento jerárquico de Woodger (y otros organicistas británicos) fue muy influyente en la historia de la biología del siglo XX (véase Gregg & Harris, 1964; Nicholson & Gawne, 2014) y permeó a diversas subdisciplinas (por ejemplo, al nacimiento de la sistemática filogenética de Willi Hennig; véase Rieppel, 2009).

¿Cómo están conectadas las discusiones del Club de Biología Teórica de Cambridge sobre jerarquías y organismos con desarrollos teóricos posteriores como la SEE? En primera instancia, a través de la figura del embriólogo y genetista británico Conrad Hal Waddington. Como el lector probablemente sabrá, las aportaciones científicas de Waddington fueron tantas y en una multiplicidad de disciplinas biológicas (véase Slack, 2002) que, para ser caracterizadas con justicia, merecerían un tratamiento sistemático; por lo anterior, ceñiré mi exposición a las ideas waddingtonianas que fueron influyentes en la formulación de la teoría de construcción de nicho y en sus contribuciones en el tema de asimilación genética que también son relevantes para las discusiones de herencia inclusiva y plasticidad fenotípica de la SEE (véase Waddington, 1942; 1953; 1956a; 1959a). Las importantes contribuciones de Waddington a la biología evolutiva del desarrollo, otro de los pilares teóricos de la SEE, no serán exploradas en este trabajo (pero véase Hall, 1992b; Gilbert, 2000b).

Desde las primeras décadas del siglo XX, Conrad Hal Waddington, Ivan Schmalhausen y otros biólogos demostraron independientemente un fenómeno

conocido como “asimilación genética” (Waddington, 1942; 1952a; 1953; englobado en la noción de “selección estabilizadora” para Schmalhausen, 1947; véase también Schoch, 2010): los fenotipos plásticos, que no dependen de nuevas mutaciones en el genoma sino de ciertos estímulos ambientales que se presentan recurrentemente, pueden resultar ventajosos para los organismos y, después de muchas generaciones de ser seleccionados, pueden comenzar a reconstituirse de manera desligada de las contingencias del ambiente; es decir, que su producción se “canaliza”, para usar un término waddingtoniano, al adquirir una base genética (Waddington, 1959a). En ese sentido, como décadas más tarde lo estudiaría Mary Jane West-Eberhard (2003), los genes pueden ser los “seguidores”, y no necesariamente los iniciadores, en la evolución fenotípica. Waddington trabajó con larvas de *Drosophila melanogaster* y sus artículos famosos se centraron en los fenotipos ‘cross-veinless’ (es decir, alas sin venación cruzada; Waddington, 1952a; 1953) y el fenotipo ‘ultrabithorax’ (es decir, un segundo par de alas en el tercer segmento torácico en lugar de halterios, órganos balanceadores de vuelo; Waddington, 1956a) en respuesta a choque térmico y dosis de éter, respectivamente. Después de varias generaciones de selección artificial y cruces de los individuos que desarrollaban esos fenotipos, Waddington descubrió que, en algunos casos, resultaba innecesario presentar el insulto ambiental durante la ontogenia de las moscas para que éstas desarrollaran los fenotipos. De ahí infirió que los fenotipos se habían atrincherado en las redes regulatorias y epistáticas del genoma.

Los *leitmotifs* del organicismo (*i.e.* organismo, jerarquía y organización) atravesaron la obra de Waddington, como puede constatarse en su entendimiento del desarrollo de los organismos como un proceso jerárquico (Waddington, 1956b). El pensamiento jerárquico de Waddington está encarnado en su famosa metáfora visual, el paisaje epigenético, que le proporcionó un marco de referencia para comenzar a entender las bases genéticas del desarrollo embrionario y diferenciarlas de otras influencias causales (Bard, 2008), y que instauró una tradición pictórica que cruzó fronteras en las ciencias biológicas y antropológicas (véase Baedke, 2013). A lo largo de su carrera, Waddington siguió impulsado investigaciones empíricas y teorizaciones biológicas en concordancia con las directrices epistemológicas y ontológicas del organicismo que adoptó por su afiliación con el Club de Biología Teórica de Cambridge,

aunque no siempre de forma exitosa (véase Peterson, 2011). A manera de ejemplo, Haraway (2004 [1976], pp. 60-63) argumenta que la idea de ‘creodas’, *i.e.* las trayectorias abiertas en el paisaje epigenético, se remontan al pensamiento organicista-estructuralista del embriólogo y polímata británico (para profundizar un poco más en la biología teórica de Waddington, véase Hall & Laubichler, 2008).

Para Waddington (1959b), ni la genética en conjunción con la selección natural bastaban para explicar a cabalidad la evolución biológica: era necesario incorporar perspectivas sobre el cambio ontogenético y, adicionalmente, prestar atención a lo que él bautizó como “el sistema explotativo” (“exploitive system”, en inglés). El sistema explotativo de Waddington se refiere a “[...] la capacidad de los animales de seleccionar, del rango abierto para ellos, los ambientes particulares en los que pasarán su vida y, por tanto, que tendrán una influencia en el tipo de presiones selectivas a las que estarán sometidos” (Waddington, 1975, p. 273). Waddington reconocía que esta capacidad de “escoger” que tenían algunos organismos era una causa última en la evolución: es más, Waddington presentaba al sistema explotativo como uno de los cuatro subsistemas (además del sistema genético, el sistema epigenético<sup>161</sup> y el sistema de selección natural) que interactúan en el proceso evolutivo con un estatus causal paritario (véase un análisis en Plotkin, 1988). Waddington resaltaba que, para confeccionar una teoría evolutiva que incluyese sin minimizaciones al sistema explotativo, los biólogos deberían suplantarse su visión de causalidad unidireccional por un esquema que admita la *reciprocidad causal* y la interdependencia de los distintos subsistemas:

Es inadecuado pensar que la selección natural y la variación no están más profundamente conectadas entre sí que lo que sería un montón de piedras y el clasificador de grava sobre el que se arroje. Por el contrario, *tenemos que pensar en términos de secuencias causales circulares y no meramente unidireccionales*. En cualquier momento particular en la historia evolutiva de un organismo, el estado de cada uno de los cuatro subsistemas particulares ha sido determinado parcialmente por la acción de cada uno de los otros subsistemas. La intensidad de las fuerzas selectivas naturales es dependiente de la condición del sistema explotativo, de las flexibilidades y estabilidades

---

<sup>161</sup> Recordemos que, para Waddington, el término “epigenética” y sus derivaciones se referían al análisis causal del desarrollo embrionario (véase Waddington, 1952b), y no al sentido estrecho empleado por los biólogos experimentales contemporáneos (*v.gr.* los cambios en los patrones de metilación y acetilación de las histonas, entre otras modificaciones covalentes, en los genomas eucariontes que afectan los patrones de expresión de los genes).

que han sido construidas en el sistema epigenético, y así sucesivamente. [...] Ahora podemos ver que el sistema por el cual se produce la evolución tiene, en sí mismo, cierto grado de organización, en el sentido en el que *sus subsistemas están interactuando mutuamente y, de hecho, son mutuamente interdependientes* (Waddington, 1959b, p. 400; cursivas añadidas).

En la introducción de su monografía sobre la TCN (uno de los componentes centrales de la SEE), John Odling-Smee, Kevin Laland y Marcus Feldman (2003) reconocen explícitamente el papel que jugó Waddington (1959b; 1969) para comenzar a pensar en términos de “construcción de nicho”; dentro de su historiografía, sitúan a Waddington como un ‘precursor’ de su teoría, pues él estaba pensando en “[...] las muchas maneras en que los organismos modifican sus propios entornos selectivos a lo largo de sus vidas, al escoger y cambiar sus nichos ambientales” (Odling-Smee *et al.*, 2003, p. 29). La impronta de Waddington también se hace patente en la taxonomía de los dos tipos de construcción de nicho que Odling-Smee y colaboradores reconocen en el segundo capítulo de dicho volumen:

Dos maneras en las que los organismos pueden cambiar los factores ambientales de sus nichos y las presiones selectivas a las que están expuestos son la *perturbación* y la *reubicación*. La perturbación ocurre si los organismos activamente cambian uno o más factores de sus ambientes en locaciones y tiempos específicos, al modificarlos físicamente. Atañe al impacto causal que los organismos podrían tener sobre su mundo. Por ejemplo, los organismos secretan compuestos químicos, explotan recursos y construyen artefactos. La reubicación se refiere a los casos en los que los organismos activamente se mueven en el espacio, no sólo eligiendo la dirección y/o la distancia en el espacio a través del que viajan, también, en ocasiones, eligiendo el tiempo en el que lo hacen. En este proceso de reubicación, los organismos se exponen a hábitats alternativos, en distintos tiempos, y por ende a diferentes factores ambientales (Odling-Smee *et al.*, 2003, pp. 44-45).<sup>162</sup>

La reubicación (*sensu* Odling-Smee *et al.*, 2003) es la reformulación del sistema explotativo delineado por Conrad Hal Waddington. La inclusión de Waddington como una de las figuras más importantes en la historia de la TCN podrá sorprender (o

---

<sup>162</sup> En páginas posteriores, Odling-Smee y colaboradores hacen una subdivisión más fina de estos dos tipos de construcción de nicho, dependiendo de si los organismos *inician* (“inceptive niche construction”) o *responden* a un cambio en un factor ambiental (“counteractive niche construction”), terminando con cuatro categorías para el resto del libro: perturbación incoativa, perturbación para contrarrestar, reubicación incoativa y reubicación para contrarrestar (véase Odling-Smee *et al.*, 2003, capítulo 2).

inquietar) a algunos filósofos o científicos coetáneos que consideren que Richard Lewontin es el único referente histórico relevante para hablar de “construcción de nicho” antes de los trabajos de Odling-Smee y colaboradores; sin embargo, las fuentes bibliográficas primarias no apoyan esa historiografía: John Odling-Smee discute ampliamente la ideas de Waddington (su sistema explotativo, entre otras) en sus trabajos tempranos sobre aprendizaje y evolución animal (véase Plotkin & Odling-Smee, 1979), al igual que en el artículo de 1988 donde acuña el término “construcción de nicho”, introduce el concepto de “herencia ecológica”<sup>163</sup> y argumenta que la construcción de nicho debería reconocerse como un proceso evolutivo legítimo (Odling-Smee, 1988; véase también Odling-Smee, 1994). Al respecto, Odling-Smee discurre:

Como Schrödinger [aquí Odling-Smee está haciendo alusión al libro “What is Life?” del físico austríaco], Waddington se dio cuenta que los organismos no sólo se sientan en el extremo receptor de los inputs de selección natural de sus ambientes. Por el contrario, ellos seleccionan (en diversos grados) sus propios hábitats, seleccionan sus propias parejas, seleccionan y consumen recursos, generan detritos e incluso construyen partes de sus propios entornos (como nidos, madrigueras, senderos, presas o rastros de feromonas). Adicionalmente, muchos organismos seleccionan, protegen y aprovisionan varios entornos de asistencia y cuidados para su descendencia. Por lo tanto, argumentó Waddington, la evolución no sólo puede depender de los inputs de selección natural de los ambientes hacia los organismos; también debe depender de los outputs emitidos por los organismos activos de vuelta a sus entornos. Waddington llamó a este componente de la evolución dependiente-del-fenotipo el “sistema explotativo” e hizo notar que había sido excluido de la Síntesis Moderna (Odling-Smee, 1988, p. 76; texto entre corchetes añadido).

Hay otros puentes con el pensamiento jerárquico del siglo XX presentes en ese texto pionero donde se acuña la noción de construcción de nicho. Odling-Smee (1988) eligió la caracterización sistémica-jerárquica del concepto de nicho de Bernard Patten y G.T. Auble (1980; véase también Patten, 1982) como marco de referencia para formalizar las actividades de construcción de nicho de los organismos y las relaciones entre el organismo y su ambiente. Otrosí, Odling-Smee (1988; p. 113) destaca la importancia de

---

<sup>163</sup> En Odling-Smee et al. (1996, p. 642) se presenta la idea del sistema explotativo de Waddington como una manera de encuadrar la herencia extragenética (*i.e.* la herencia ecológica para Odling-Smee): es decir, las presiones de selección modificadas por las actividades de los organismos que son legadas a sus descendientes.

las jerarquías en la evolución y abraza una perspectiva abiertamente jerárquica en sus discusiones:

La redescipción del juego coevolutivo [coevolución es la manera en la que Odling-Smee se refiere a las rondas sostenidas de construcción de nicho que inextricablemente ligan al organismo con su ambiente] en un nivel diferente introduce una jerarquía de empotramiento o de ‘cajas chinas’ (Nelson, 1973; Simon, 1982), que cuando se extiende completamente se transforma en la jerarquía ecológica de la vida (Eldredge & Salthe, 1985; Salthe, 1985). En teoría, debería ser posible jugar el presente juego coevolutivo entre cualquier sistema vivo (taxón) y su ambiente relativo (ambienteplasma) en cualquier nivel de esta jerarquía, provisto que ambos sistemas coevolutivos sean correctamente identificados y que sus respectivos inputs y outputs sean correctamente descritos (texto entre corchetes añadido).

Del fragmento anterior puede colegirse que Odling-Smee tomó en serio la perspectiva teórica de Eldredge y Salthe (que conoce y discute), y que admite la posible existencia de procesos de construcción de nicho a diversos niveles de la jerarquía ecológica (con subsecuentes bucles de coevolución). El pensamiento jerárquico de Odling-Smee también se trasluce en diversos artículos escritos en coautoría con el epistemólogo, etólogo evolutivo y psicólogo Henry C. Plotkin,<sup>164</sup> en los que exploran modelos multinivel de la evolución (véase Plotkin & Odling-Smee, 1981a; Plotkin & Odling-Smee, 1981b), particularmente en una pieza intitulada “*Evolution: Its Levels and Its Units*” (Odling-Smee & Plotkin, 1984). La visión multinivel de la construcción de nicho de 1988 (junto con la terminología de Patten) fue abandonada por Odling-Smee y sus colaboradores en publicaciones posteriores (v.gr. Odling-Smee et al., 1996), pero es importante enfatizar que, en sus orígenes, la TCN incluía perspectivas jerárquicas (vía Waddington, Patten, Eldredge y Salthe). Odling-Smee (1994) es una de las últimas publicaciones con una perspectiva abiertamente jerárquica para abordar los diferentes niveles de acción de la construcción de nicho que acarrear consecuencias evolutivas (ciclos de herencia ecológica y co-evolución multinivel). Las historias de la TJE y de la SEE se entrelazan en el organicismo (instanciado en el Grupo de Biología Teórica de

---

<sup>164</sup>En este trabajo no exploraré la relación entre Henry C. Plotkin y Kevin Laland (pero véase Laland, 2017), uno de los principales impulsores de la TCN y el heraldo público de la Síntesis Evolutiva Extendida (como vimos en los capítulos III y IV, el primer autor de las publicaciones más importantes y líder del proyecto de la fundación John Templeton). Plotkin fue el asesor de la tesis doctoral de Laland y publicaron juntos muchos trabajos en la década de los noventa.

Cambridge) de principios del siglo XX y en las primeras formulaciones de la teoría de construcción de nicho publicadas por John Odling-Smee.

En esta subsección propongo una historiografía enriquecida para pensar la historia de la TCN, que no se limita a resaltar a Richard Lewontin como el ‘precursor’ inobjetable. En el texto aludido de Odling-Smee (1988), las referencias al trabajo de Lewontin se ciñen a sus críticas sobre la noción de adaptación (entonces imperante) de la SM (véase Lewontin, 1978; 1983; Levins & Lewontin, 1985). Son famosos los argumentos de Gould y Lewontin (1979) a favor del desacoplamiento conceptual entre la selección natural y la adaptación (en el sentido, atrincherado en la mente de biólogos y filósofos, de que la primera es una condición suficiente y *sine qua non* para alcanzar la segunda).<sup>165</sup> Las ideas de Lewontin que Odling-Smee rescata en su texto de 1988 subrayan el papel activo que juega el organismo encauzando su propia evolución: en la visión de la SM, los organismos se adaptan a su ambiente por conducto de la selección natural (como llaves en cerraduras preestablecidas), pero en la visión del biólogo evolutivo estadounidense “(...) los organismos no se adaptan a sus ambientes; ellos los construyen a partir de las partes y piezas del mundo externo” (Lewontin, 1983, p. 280). Lewontin propone reemplazar la “metáfora de la adaptación” por una nueva “metáfora de construcción” (Odling-Smee, 1988): los organismos y sus ambientes se co-construyen y se co-definen. En suma, Lewontin fue particularmente influyente para repensar la adaptación dentro de la TCN (que se entiende como un producto recíproco entre la acción de la selección natural y las consecuencias no aleatorias de rondas sostenidas construcción de nicho; véase Day et al., 2003). Lo que quiero destacar con lo anterior es que las contribuciones de Lewontin a la TCN (que sin duda fueron muy importantes) deben rastrearse, aquilatarse y evaluarse: no podemos quedarnos con el mito historiográfico que lo encumbra como el ‘precursor’ de las ideas sobre construcción de nicho (que, si acaso, son remontadas directa y exclusivamente al pensamiento marxista).<sup>166</sup>

---

<sup>165</sup> Un ejemplo ilustrativo de esta visión lo encontramos en la exposición de Elliott Sober (2000, p. 85): “La característica *c* es una adaptación para realizar la tarea *t* en una población *si y sólo si* los miembros de esa población poseen *c* en la actualidad porque, ancestralmente, hubo selección para poseer *c*, y *c* confirió una ventaja en eficacia para realizar la tarea *t*” (cursivas añadidas).

<sup>166</sup> En una entrevista reciente que sostuvieron Gordon Burghardt y Kevin Laland sobre la TCN, Burghardt pone sobre la mesa una remembranza de una interacción con Richard Lewontin que me gustaría transcribir: “Cuando la Universidad de Tennessee auspició las reuniones de la Sociedad para el Estudio

En uno de sus ensayos recientes, Gerd B. Müller (2017b, p. 8) plantea, de forma escueta y esquemática, que la SEE “representa una forma distinta de pensar acerca de la evolución, *históricamente arraigada en la tradición organicista*” (énfasis añadido). Como mostraré en lo que sigue, esa tradición ‘organicista’ a la que lacónicamente se refiere Müller no se agota en el Club de Biología Teórica de Cambridge. En las siguientes subsecciones procederé a analizar otras posturas centradas en el organismo de las primeras décadas del siglo XX, lo que será de capital importancia para construir una historia más rica sobre las (olvidadas) fuentes de las que abreva la SEE en el evolucionismo contemporáneo.<sup>167</sup>

### V. 3. 2. *El movimiento organicista en diversas geografías*

«Los organicistas vieron a la biología como estancada, habiendo alcanzado un punto muerto [“impasse”] entre el mecanicismo y el vitalismo. La reforma teórica, no la acumulación de nuevos hechos experimentales, mostraría la forma de salir de la crisis. [El organicista alemán Adolf] Meyer-Abich [...] llamó a repensar los fundamentos filosóficos de la biología, especialmente a través de la reflexión sobre su desarrollo histórico. Los organicistas estaban de acuerdo en que el organismo viviente podría entenderse sólo como un todo, no meramente

---

de la Evolución en Knoxville en 2001, Dick [el hipocorístico del nombre de pila de Lewontin] fue el ponente invitado y dio una plática pública sobre la importancia de la construcción de nicho. Déjenme contar una anécdota de esa reunión como un movimiento hacia un punto más importante. Al final de las reuniones tuvimos una gran parrillada en el zoológico de Knoxville. Yo estaba caminando con Lewontin a través del zoológico y, a la luz de su ponencia, le pregunté que quién había escrito lo siguiente: “Los animales construyen la naturaleza para sí mismos de acuerdo a sus necesidades especiales”. Sin interrumpir su paso de largas zancadas, Dick dijo que probablemente había sido Karl Marx. En realidad, había sido escrito por el conservador Jakob von Uexküll en su libro seminal *Umwelt and Innenwelt der Tiere* (Environment and Inner World of Animals) de 1909. Uexküll tuvo una enorme influencia sobre los etólogos tempranos, incluyendo a Lorenz, Tinbergen, Baerends y otros. Así que la idea de que los organismos construyen sus mundos, tanto perceptual como conductualmente, es de hecho bastante antigua, y bellamente ilustrada en el libro que von Uexküll publicó con Kriszat en 1934”. (Burghardt & Laland, 2017). Jakob von Uexküll fue un organicista alemán del Báltico (véase Nicholson & Gawne, 2015) cuyas ideas sobre el proceso evolutivo (incluyendo la biosemiótica) apenas están siendo revaloradas por historiadores y filósofos (véase, por ejemplo, Kull, 2004; Buchanan, 2008; Brentari, 2015). Con la anécdota precedente quiero ilustrar que, así como Lewontin afirmó apresurada pero erradamente que la frase de Uexküll había sido pronunciada por Karl Marx, muchos filósofos de la biología y científicos son presas de un impulso historiográfico parecido: se apresuran a decir que todas las ideas relacionadas con la historia de la TCN provienen de Lewontin o del mismo Marx. Con lo anterior no busco desestimar las lecturas marxistas de la TCN (que, sin duda, pueden resultar muy sofisticadas e interesantes), simplemente llamo la atención a no confundir la continuidad histórica entre dos ideas científicas con la resonancia que dos visiones científico-filosóficas puedan tener entre sí; no necesariamente la segunda implica la primera.

<sup>167</sup> El proyecto de trazar las raíces históricas de la SEE en los diversos organicismos de las primeras décadas del siglo XX también ha sido emprendido de forma conjunta por los historiadores y filósofos de la biología Jan Baedke y Daniel Nicholson (artículo en preparación). Sus textos publicados han sido fuente importante de inspiración y me han aportado muchas luces en mis investigaciones; además, a ambos les estoy agradecido por nuestras interacciones personales subsecuentes.

como la suma de sus partes. Por estos motivos, ellos creían, la biología tenía que ser disciplinariamente autónoma de las ciencias físicas. Los organicistas también acordaron que el enfoque vitalista de Hans Driesch no era una respuesta adecuada al mecanicismo»

–R. H. Beyler (1996, p. 252).

«Si [...] tratamos de escindir al organismo en sus piezas, o separarlo de su entorno, ya sea en pensamiento o en acción, simplemente desaparece de nuestra visión mental»

–J. S. Haldane (1916, p. 628).

En los albores del siglo XX se suscitaron intensas discusiones sobre los fundamentos conceptuales, epistémicos y ontológicos de la biología *qua* ciencia en las comunidades científicas anglosajonas y de habla alemana (véase Laubichler, 2017).<sup>168</sup> Una pregunta recurrente giraba alrededor de cuáles eran los conceptos anclares de la biología:

La concepción de la vida articulada [...] fue en muchos sentidos más integral que aquellas que abrevaron de la teoría darwiniana y de las consecuencias filosóficas de la teoría de la evolución propagada por Haeckel y otros. Una diferencia sustancial estribó en *el papel central que desempeña el concepto del organismo en la biología general*. Este énfasis organísmico [...] fue de la mano con la creciente experimentación de la vida, que, comenzando con la fisiología, llegó a incluir a la psicología, la mecánica del desarrollo y la genética. Sin embargo, como uno de los conceptos centrales de la biología general, el organismo estaba tan determinado culturalmente como la pregunta por la explicación de la vida (vitalismo versus mecanismo) y cuestiones relacionadas asociadas con la autonomía de la biología (Laubichler, 2017, p. 110; énfasis añadido).

En las primeras décadas de ese siglo, especialmente en el período de entreguerras, diversas perspectivas biológicas centradas en el ‘organismo’ surgieron en distintos puntos del globo (Tamborini, 2018; Brooks, 2019).<sup>169</sup> Los historiadores han

---

<sup>168</sup> “El debate se centró esencialmente en (1) la interpretación de los hallazgos empíricos y experimentales, en cierta medida como una reacción a la crisis de datos que se hizo evidente alrededor de 1900, ya que un número cada vez más inmanejable de hallazgos y observaciones confrontaba un marco conceptual y teórico inadecuado; (2) basándose en esta interpretación de los hallazgos, en un intento por establecer los fundamentos de la biología en forma de un sistema de procesos y objetos biológicos genuinos; y (3) una evaluación crítica de las premisas epistemológicas y metodológicas de la investigación biológica” (Laubichler, 2017, pp. 95-96). Lo anterior tiene ecos con la situación de la biología del siglo XXI (*Ibidem*, p. 111).

<sup>169</sup> Aquí resulta importante señalar que las discusiones que gravitaron alrededor del concepto de ‘organismo’ fueron centrales en la configuración de la biología moderna durante el siglo XIX (Bognon-

comenzado a estudiarlas principalmente en tres contextos geográficos y geopolíticos: (i) en la Gran Bretaña (Esposito 2013, 2014; Nicholson & Gawne 2014, 2015; Peterson 2016), (ii) los Estados Unidos de América (Esposito 2015, 2016), y (iii) en Alemania y Austria (la tradición del ‘holismo’ germánico; Amidon, 2008; Rieppel, 2016; Müller, 2017a; Baedke, 2018b). Los distintos ‘organicismos’ representaban una ruptura en la oposición binaria en el milenar debate entre mecanicismo y vitalismo (véase Allen, 2005),<sup>170</sup> y, al incorporar elementos de ambas posturas, se presentaban como alternativas que permitían dirimir este álgido debate en la historia de la biología (véase también Beyler, 1996, p. 252). Al respecto, arguye Donna Haraway (2004 [1976], p. 2): “El período [las primeras décadas del siglo XX] es una época de crisis fundamental en la que la dicotomía milenaria entre mecanicismo y vitalismo fue re trabajada y un fructífero organicismo sintético emergió, con implicaciones de gran alcance para los programas experimentales y para nuestra comprensión de la estructura de los organismos”; “[e]l organicismo [...] intenta comprender y trascender viejas dicotomías [como vitalismo-mecanicismo, epigénesis-preformacionismo, parte-todo] no al abolir uno de los polos, sino al vincularlos” (*Ibidem*, p. 62; texto entre corchetes añadido).

En las investigaciones embriológicas, el organicismo intentaba reconciliar el materialismo de corte ontológico con las observaciones (epistemológicas) de la emergencia biológica, y, en ese sentido, allanaba el camino entre el vitalismo y el mecanicismo reduccionista (Gilbert & Sarkar, 2000, p. 3). Por ejemplo, el embriólogo Albert Dalcq (1951, p. 113) concluye un ensayo sobre las conceptualizaciones de la forma en la biología moderna “afirmando su fe científica en el Organicismo, que reconcilia la lucha por la objetividad con un respeto pleno por la vida”. Ahondando en esa directriz, los organicistas pensaban que:

Las explicaciones biológicas no son reducibles a explicaciones mecanicistas porque los organismos no son máquinas, pero esto no significa que el carácter distintivo de los organismos no puede entenderse en términos puramente naturalistas, i.e. como una

---

Küss & Wolfe, 2018b, p. 8), pero en esta tesis no cubriré ese interesante período. Me centraré exclusivamente en los comienzos del siglo XX.

<sup>170</sup> La toma de conciencia sobre la historicidad de los debates entre mecanicismo y vitalismo es importante para muchos autores organicistas. Un ejemplo de ello lo vemos con el bioquímico e historiador británico Joseph Needham, quien en 1930 escribió un ensayo intitulado “Hunting the Phoenix” acerca de la prolongada y oscilante historia de esa controversia (véase Needham, 1930, pp. 89-130).

consecuencia de sus capacidades autoorganizativas y autorregulatorias. En esta forma, los proponentes de esta nueva escuela de pensamiento [...] *buscaron marcar un curso medio que evitaría la Escila del reduccionismo mecanicista y la Caribdis del misticismo vitalista* (Nicholson & Gawne, 2015, p. 358; énfasis añadido).

Académicos como Daniel Nicholson y Richard Gawne (2015) han comenzado a reconstruir algunos retazos de la historia de los movimientos organicistas que, aunque suscribían visiones teóricas dispares entre sí en múltiples rincones del globo (v.gr. organicismo británico, materialismo dialéctico, biología germánica de totalidades), compartían ciertos compromisos epistémicos y ontológicos que permiten englobar a numerosos científicos y filósofos con fines historiográficos:

(i) Señalaban la centralidad del concepto del ‘organismo’ en las explicaciones biológicas y el ‘organismo’ era pensado como la unidad ontológica fundamental para la biología;<sup>171</sup>

(ii) destacaban la importancia de la ‘organización’ de los sistemas vivientes como principio teórico;<sup>172</sup>

y (iii) defendían la autonomía de la biología, una empresa intelectual singular e irreductible que, para los pensadores organicistas, no podía someterse al yugo explicativo de la física o de la química (véase también Beckner, 1969, pp. 8-9).<sup>173</sup>

---

<sup>171</sup> Para autores de corte organicista como el escocés Edward Stuart Russell, el organismo viviente es el punto de partida de todas las teorizaciones biológicas y, por tanto, es “la unidad a la que deben relacionarse todos los conceptos y leyes biológicas” (Russell *apud* Nicholson & Gawne, 2015, p. 361).

<sup>172</sup> Como explica el filósofo norteamericano Morton O. Beckner (1969, p. 5): “[Dentro de los organicismos] [s]e argumenta que el organismo viviente, y algunas de sus partes, exhiben niveles de organización por encima del nivel fisicoquímico; y, pese a que, sin dudarlo, el organismo consiste enteramente de constituyentes químicos, estos componentes están organizados de tal manera que los todos compuestos [...] exhiben un comportamiento y propiedades que no son químicas. [...] [S]e hace especial hincapié en aquellos todos que normalmente se denominan organismos, a saber, plantas individuales, animales y quizás virus. El concepto de ‘organización’ es correlativo con el concepto de ‘todo’; las partes constituyen totalidades, no solo en virtud de la continuidad espacio-temporal, sino en virtud de las relaciones de organización entre las partes. En gran medida, los escritos del biólogo organicista se preocupan por explicar estos dos conceptos y por mostrar por qué es necesario tratar algunos sistemas como totalidades”. Nótese que Beckner utiliza la noción de ‘biología organicista’ para hablar de aquello que en este texto hemos distinguido como ‘organicismo’. En otro ejemplo, el fisiólogo británico J.S. Haldane, en su libro “*The Philosophical Basis of Biology*”, defiende que la existencia de la organización en los seres vivos es “el axioma fundamental de la biología” (Haldane, 1931, p. 31). Como vimos en la sección previa, el carácter jerárquico de la organización era fundamental para los organicistas británicos (v.gr. Woodger, 1930a; 1930b).

<sup>173</sup> Tal como lo expresara Paul Weiss algunas décadas más tarde: “La biología debe preservar el coraje de sus propios discernimientos sobre la naturaleza viviente; pues, después de todo, los organismos no son

El organicismo en el contexto británico, para historiadores como Peterson (2016, p. 249), era un “compromiso meta-teórico” acerca de cómo concebir a los organismos y a los fenómenos de lo viviente. La filósofa Hilde Hein (1969), en uno de los primeros comentarios histórico-filosóficos sobre el organicismo, reconoce que lo que distingue a éste del mecanicismo o el vitalismo son distintos compromisos metateóricos que conducen a estándares dispares para entender (y tasar) la evidencia biológica y proveen diferentes marcos heurísticos.

La biología de corte organicista no sólo descansaba en teorizaciones y reflexiones filosóficas; desde los albores del siglo XX comenzaron a realizarse múltiples experimentos sobre la plasticidad, la robusteza y la inextricable inserción de los organismos en sus entornos (véase Baedke, 2018b, sección “New Studies on Plastic, Robust, and Collective Organisms”; véase también Müller, 2017c; Nickelsen, 2017; Nicoglou, 2018). De manera importante, como ha reconstruido Esposito (2017b), para los organicistas las partes de los organismos son moldeadas y constituidas en una interacción dinámica que involucra a la totalidad del organismo y su ambiente. Los organismos, como ‘todos dinámicos’, tienen que concebirse como entidades activas que se auto-construyen, capaces de adaptarse y cambiar sus formas y comportamientos de acuerdo a las circunstancias externas. El fisiólogo británico John Scott Haldane, por ejemplo, rechazaba enfáticamente las concepciones de los organismos como sujetos pasivos en la evolución (véase Haldane, 1935).<sup>174</sup> Destacan también los estudios sobre la responsividad ambiental de los organismos en desarrollo, incluso de sus efectos transgeneracionales, que se emprendieron en la primera mitad del siglo XX (véase, por ejemplo, Müller, 2017c; Nickelsen, 2017, pp. 170-175; Nicoglou, 2018, pp. 107-111). Siguiendo el tenor de lo anteriormente expuesto, la reciprocidad causal entre el

---

sólo montones de moléculas” (Weiss, 1969, p. 400). Para Needham: “[...] las viejas controversias acerca de la reductibilidad o la irreductibilidad de los hechos biológicos a hechos físico-químicos ahora son vistas como innecesarias si nos percatamos de que tenemos que trabajar con diferentes niveles de organización” (Needham *apud* Haraway, 2004, p. 45).

<sup>174</sup> “Los seres vivos no son, pues, ni cosas ni objetos. Son sujetos activos espontáneos, que ejecutan acciones independientes. [...] Los seres vivos, sobre todo los animales, pueden ejecutar acciones que no son simples efectos de sus propiedades particulares, sino que, merced a un plan constructivo uniforme, constituyen verdaderos actos. Los seres vivos son sujetos independientes, con propia estructura, y, como tales, se enfrentan [sic] ante el mundo exterior” (Haldane, 1935, p. 71).

organismo y el ambiente (y entre las partes y el todo organísmico)<sup>175</sup> era un principio fundamental para múltiples posturas organicistas. El papel activo que detentan los organismos en la evolución era señalado en una miríada de obras científicas (véase un análisis en Esposito, 2017b; véase también Nicoglou, 2018, pp. 111-116). Los organicistas también propugnaban por una visión de la herencia en la que se postula que lo que se transmite son sistemas ontogenéticos que permiten la reconstitución de los fenotipos de acuerdo con los contextos ambientales, y no factores discretos que se legan sin considerar al ambiente o a los organismos en desarrollo como sistemas reactivos y plásticos. Todas esas discusiones resultan temáticamente similares a las que se sostienen en el seno de la SEE.<sup>176</sup>

Donna Haraway (2004 [1976], capítulo 2) adopta un lenguaje kuhniano para postular que organicistas como el embriólogo Ross G. Harrison en Estados Unidos, el bioquímico Joseph Needham en Cambridge y el biólogo teórico Paul Weiss en Viena (entre muchos otros) compartían una matriz disciplinar, pues estaban inmersos en el mismo ‘paradigma’ (y se valían de las mismas metáforas para describir y explicar lo viviente); Haraway, pues, argumenta que el organicismo conformaba una comunidad epistémica, sin importar la imbricación o separación de fronteras nacionales. Aunque abduquemos de la perspectiva kuhniana, es posible argumentar que el organicismo era un movimiento científico-filosófico que se estaba articulando en distintos rincones del globo. En ese orden de ideas, Nicholson & Gawne (2015, pp. 347-348) sostienen que “el organicismo constituyó un discurso distintivo con un conjunto nuclear de temas que fueron abordados por una comunidad internacional de académicos que leía, discutía y respondía al trabajo de los otros”.

---

<sup>175</sup> Sobre este punto, por ejemplo, el zoólogo norteamericano W. E. Ritter argumentaba: “El organismo en su totalidad es tan esencial para una explicación de sus elementos como sus elementos lo son de una explicación del organismo” (Ritter *apud* Beckner, 1969, p. 185).

<sup>176</sup> Por ejemplo, al respecto de la vigencia de las investigaciones del instituto *Biologische Versuchsanstalt* de Viena, del que hablaré más adelante, Müller (2017) señala: “[m]uchos de los temas planteados y estudiados por Przibram [su director] y el departamento de zoología han ganado atención renovada al día de hoy. La inducción ambiental se ha reevaluado en el contexto de la plasticidad del desarrollo y se le ha asignado un papel importante en el proceso evolutivo (West-Eberhard 2003). Ahora se reconocen múltiples formas de herencia transgeneracional, incluida la herencia epigenética” (p. 156; texto entre corchetes añadido).

El organicismo fue un movimiento internacional enlazado por comunidades en diálogo constante, pero con distintos matices según la región geográfica en la que se desarrolló (por lo que es posible hablar de diversos ‘organicismos’ locales; *vide infra*). Como vimos en páginas previas, en Cambridge, Inglaterra estaba afincado el Club de Biología Teórica, liderado por Joseph Needham, Joseph Henry Woodger, Conrad Hal Waddington y otros científicos y filósofos destacados (subsección V.2.1), pero antes de la conformación de esa cohorte intelectual habían destacado biólogos organicistas en la Gran Bretaña como el fisiólogo John Scott Haldane, que ilustraba los principios de su organicismo con su propias investigaciones sobre la fisiología de la respiración (véase Haldane, 1917; sobre la primera generación de organicistas británicos, véase Peterson, 2016, capítulo 1). Allende del océano Atlántico, en los Estados Unidos, germinó una versión particular del organicismo capitaneada por el biólogo marino William Emerson Ritter, el fisiólogo Charles Manning Child, el zoólogo Charles Otis Whitman y el embriólogo Frank Rattray Lillie, entre otros (para una profundización sobre la versión norteamericana del organicismo, véase Esposito, 2016, capítulos 5 y 6). Por otro lado, las regiones centroeuropeas fueron asaz importantes para el movimiento organicista. La ciudad de Viena, capital de Austria, fue la sede de los influyentes organicistas Paul Weiss y Ludwig von Bertalanffy (sobre las intersecciones conceptuales de las obras de estos dos personajes, véase Drack et al., 2007), y fue también un polo importante de la biología organicista por las investigaciones conducidas en el *Biologische Versuchsanstalt* (conocido como el ‘Vivario’),<sup>177</sup> instituto de investigación dirigido y administrado por Hans Przibram (véase Coen, 2006 y los capítulos en Müller, 2017a; sobre la visión organicista de Przibram, véase Müller, 2017c).<sup>178</sup>

Entre otros impulsores del organicismo en el contexto germanoparlante, encontramos al botánico Emil Ungerer, el zoólogo Friedrich Alverdes, el neurólogo Kurt Goldstein, y los biólogos teóricos Jakob von Uexküll y Adolf Meyer-Abich (Nicholson & Gawne, 2015, p. 369). De forma destacable, en Alemania se encontraba el embriólogo

---

<sup>177</sup> Las agendas de investigación en el Vivario “se centraron en la relación entre condiciones físicas externas, reglas internas de generación y herencia no genética, apuntando a una teoría de la forma organísmica y el cambio fenotípico” (Müller, 2017, p. 156). Desde múltiples avenidas, el Vivario “también encarnó la búsqueda por enraizar los fundamentos teóricos de la biología en una concepción organísmica de la vida” (*Ibidem*, p. 157).

<sup>178</sup> Esta es justamente la tradición de investigación en la que se inserta Gerd B. Müller, como delineé en el Capítulo II, sección II.2. Lo anterior constituye otro punto de conexión entre los organicismos y la SEE.

Julius Schaxel, enfrascado en la empresa científico-filosófica de construir una ‘biología crítica’, como lo atestigua su obra “*Grundzüge der Theoriebildung in der Biologie*” (Baedke, 2018b; sobre las perspectivas científicas de Schaxel véase también, Reiß, 2007). En aras de reclutar aliados para su proyecto de ‘biología crítica’ (“*kritische Biologie*”, que después rebautizaría como ‘biología teórica’, véase Laubichler, 2017, pp. 99-100), Schaxel comenzó a editar en 1919 una serie de libros, designada bajo el nombre de “*Abhandlungen zur theoretischen Biologie*” (“Tratados en Biología Teórica”), que apuntaban y fomentaban las perspectivas organicistas. Dichas monografías eran populares entre los científicos, como lo atestigua una pieza del biólogo estadounidense Raymond Pearl (1924, p. 424) en *Science*. Hasta 1931, Schaxel editó 31 monografías, la mayoría propugnando por incorporar perspectivas organicistas en la biología (Nicholson & Gawne, 2015, p. 369; Baedke, comunicación personal).

Un elemento que permite hablar de ‘comunidades’ en diálogo, o de un movimiento en común, es la traducción que distintos biólogos emprendieron de las obras de sus colegas de otras tradiciones organicistas; por ejemplo, Joseph Henry Woodger tradujo al inglés el libro “*Kritische Theorie der Formbildung*” de Ludwig von Bertalanffy, con el título “*Modern Theories of Development*” (Haraway, 2004, p. 26), que originalmente había aparecido en la colección *Abhandlungen* editada por Schaxel a la que ya hemos hecho referencia. Además, en la serie de *Abhandlungen* de Schaxel aparecieron textos de Weiss, Bertalanffy, Ungerer, Alverdes, Goldstein, Uexküll y Meyer-Abich, entre otros biólogos de inclinaciones organicistas (Baedke, 2018b), lo que también abona a pensar a los organicistas como parte de una gran comunidad internacional. Al margen de las traducciones disponibles (o emprendidas por ellos mismos), los biólogos con orientaciones organicistas leían y discutían con mucha atención las obras que sus pares producían en otros rincones del mundo; verbigracia, Woodger era un gran lector de la obra de Schaxel, como él mismo lo señala (véase Woodger, 1930a, p. 5); asimismo, Schaxel fue tremendamente influyente en el pensamiento sistémico de von Bertalanffy (véase Pouvreau & Drack, 2007, p. 302). Otro ejemplo puede resultar significativo: Joseph Needham se carteaba con el biólogo teórico alemán Adolf Meyer-Abich, y en sus intercambios epistolares se rescataban las similitudes de sus visiones (véase Baedke, 2018b). También fueron frecuentes los

intercambios epistolares entre Needham y el organicista estadounidense Ross Harrison (Haraway, 2004, p. 4), y, del mismo modo, el bioquímico británico mantuvo una extensa correspondencia con Bertalanffy de 1929 a 1946 (*Ibidem*, p. 130). D'Arcy Wentworth Thompson compartió correspondencia y estudiantes (entre ellos Dorothy Wrinch y Joseph Henry Woodger) con Hans Przibram (Müller, 2017d, p. 15), entre otros múltiples ejemplos que podrían citarse.

Otro elemento que permite asociar a diversos biólogos con inclinaciones organicistas en un mismo movimiento, y que no ha sido discutido por los historiadores hasta el momento, es que éstos también reflexionaban sobre problemas empíricos comunes y no sólo compartían sus posturas teóricas generales que les permitían aprehender los fenómenos de lo viviente. El ejemplo más claro, creo yo, es el del organizador Spemann-Mangold. La reflexión en torno al fenómeno de la inducción embrionaria por la masa de células del organizador Spemann-Mangold fue lo que concitó el interés de los miembros fundadores del Club de Biología Teórica de Cambridge en primer lugar (Peterson 2014; véase también Peterson, 2016, capítulos 5 y 6), y, a partir de ese abordaje de un problema biológico concreto, derivarían las discusiones sobre la centralidad de conceptos como 'organismo', 'organización' y 'jerarquía' que vimos en la subsección precedente. Pero no sólo los científicos del Club de Biología Teórica mostraron interés en el organizador Spemann-Mangold (*v.gr.* Waddington et al., 1933; Waddington & Needham, 1936): biólogos organicistas de otras latitudes (profundizaré en las distinciones en la siguiente subsección) como Paul Weiss en Viena o Ross Harrison y Charles Manning Child en los Estados Unidos reflexionaron sobre ese problema desde sus marcos teóricos centrados en el organismo (véase, por ejemplo, Harrison, 1933; Weiss, 1935; Child, 1941, capítulo XII; véase también Haraway, 2004, p. 115).<sup>179</sup>

Recapitulemos. Como lo muestra la Figura 11, los organicistas formaron una red de complejas conexiones personales, profesionales e intelectuales:

---

<sup>179</sup> Es necesario resaltar que el problema del organizador Spemann-Mangold no era provincia exclusiva de los organicistas; de forma concomitante a sus pesquisas teóricas, había muchos bioquímicos (de inclinaciones reduccionistas) enfrascados en develar la base molecular del organizador Spemann-Mangold.



corchetes añadido). A esas hilazas dispares, que formaron la osatura del movimiento organicista, tornaré mi atención a continuación.

### V. 3. 3. *Influencias filosóficas y algunas diferencias entre las diversas perspectivas centradas en el organismo*

Las biofilosofías organicistas comenzaron articularse en una coyuntura en la historia de la biología en la que predominaba el mecanicismo (véase Needham, 1925, p. 235),<sup>18o</sup> y el descontento de algunos biólogos hacia éste:

El intento de analizar a los organismos vivientes en un mecanicismo físico y químico es probablemente el fracaso más colosal en toda la historia de la ciencia moderna. Es un fracaso, no [...] porque los hechos que conocemos sean muy pocos, sino porque los hechos que ya conocemos son inconsistentes con la teoría mecanicista. [...] Esta es una metafísica completamente deficiente y una ciencia igualmente mala. Es la idea de la causalidad la que ha fallado, y ha fallado porque no nos lleva lo suficientemente lejos (Haldane, 1916, p. 630).

Como señalaba Woodger, la lucha se libraba por recuperar al organismo en la ontología de la biología:

Los autores de los *Abhandlungen* de Schaxel tratan, en mayor medida, con la clarificación de nuevos conceptos biológicos, un preliminar muy necesario, pero también con la elaboración de nuevos [conceptos]. Y si es posible elegir un tema que es especialmente prominente en estas discusiones parece ser el que pone énfasis en la pregunta de si debemos considerar al organismo como organismo o no, y sobre las dificultades que se presentan cuando respondemos esta pregunta en afirmativo. A un externo [a la biología] le parecerá extraño que haya una pregunta de este tipo, pero esto admite, por supuesto, una explicación histórica simple. En el pasado el concepto de organismo no ha sido empleado por la mayoría de los biólogos, sino que, debido al éxito metodológico de las nociones que nos ha legado René Descartes, los organismos se han considerado más comúnmente, en cierto sentido, máquinas, aunque en qué sentido no siempre ha sido claro. [...] *En las historias de la biología del sombrío futuro probablemente habrá un capítulo intitulado “La lucha por la existencia del concepto del organismo a principios del siglo XX”, que relatará como este concepto fue marginalizado debido a la influencia de Descartes, cómo la metafísica de las ciencias naturales en el siglo XIX deslumbró por completo a los biólogos que nunca soñaron con considerar a los organismos como algo más que enjambres de pequeños bultos invisibles en movimiento, y cómo el primer florecimiento del concepto de organismo hacia el final del siglo fue*

---

<sup>18o</sup> Como Peterson (2016, capítulos 1-3) ha mostrado, en los últimos siglos, el mecanicismo y el vitalismo han oscilado en un movimiento pendular como las visiones metafísicas preponderantes en las ciencias biológicas.

cortado de raíz por la mala gestión de quienes lo defendieron. El resto del capítulo queda por escribir (Woodger, 1930a, pp. 5-6; énfasis y textos entre corchetes añadidos).

Algunos historiadores como Maurizio Esposito (2016) han argüido que las biología organicistas de principios del siglo XX exhiben continuidad intelectual con las prerrogativas teórico-epistémicas del movimiento *romántico-científico* centroeuropeo (primordialmente germánico) de la *Naturphilosophie* (véase también Cunningham & Jardine, 1990; Richards, 2002; Rieppel, 2016, p. 172). Según Esposito (2016), el organicismo es una *biología romántica*.<sup>181</sup> Para Esposito (2016), los biólogos anglosajones adoptaron el romanticismo alemán de forma directa, al pasar períodos en Alemania o al estar inmersos en la filosofía y la cultura germánica; por ejemplo, el biólogo teórico Joseph Henry Woodger pasó un año en Viena trabajando con el biólogo Hans Leo Przibram, director del *Biologische Versuchsanstalt* (véase también Nicholson & Gawne, 2014; Müller, 2017d, p. 14); el fisiólogo escocés John Scott Haldane estudió en Jena (Esposito, 2016, p. 53); y el pensamiento del polímata escocés D’Arcy Wentworth Thompson estaba embebido en una fascinación por la cultura germánica (*Ibidem*, p. 54; véase también Esposito, 2014).<sup>182</sup> “Lo que ellos realmente compartieron [...] fue la idea de Kant de que los organismos eran todos [“wholes”] organizados y materiales, en una interacción problemática con sus ambientes, y actuando de formas intencionadas y creativas” (Esposito, 2016, p. 84). Pero a pesar de estar influenciados por la biofilosofía alemana, según Esposito, los organicistas británicos “lo transformaron y lo reformaron [al organicismo], adaptando estas viejas enseñanzas a las nuevas necesidades, conocimientos y descubrimientos contemporáneos” (Esposito, 2016, p. 44).

Para Haraway (2004 [1976], capítulo 2, especialmente p. 61), el organicismo, además de tener continuidad con la morfología del romanticismo alemán, es un tipo de ‘estructuralismo’ que guarda similitudes con otras posturas estructuralistas en campos como la psicología Gestalt que surgieron en las primeras décadas del siglo XX. Los

---

<sup>181</sup> Nicholson & Gawne (2015, p. 360) disienten encarecidamente con la hipótesis de Esposito (cuyo libro se publicó originalmente en 2013).

<sup>182</sup> Otro ejemplo de esta red de diálogo y discusión entre los organicistas del globo la encontramos al respecto de D’Arcy Thompson: “Detrás del trabajo seminal de Thompson *On Growth and Form* (1942), había una red vibrante de académicos compartiendo sus ideas y métodos, incluyendo, entre otros, a A. Dalcq, H. Przibram, E. Hatschek, E. Conklin, J. Huxley, F. Lillie y, por supuesto, a [John Scott] Haldane” (Esposito, 2016, p. 67).

orígenes históricos de los organicismos, que yo siempre conceptualizo en plural (la heterogeneidad de las posturas centradas en el organismo también se señala en el breve ensayo de Brooks, 2019), merecen mayor atención de los historiadores de las ciencias y la cultura, y están lejos de estar elucidados por completo.<sup>183</sup>

Siguiendo esa línea, es momento de ahondar un poco más en las diferencias entre los diversos organicismos,<sup>184</sup> aunque huelga decir que en estas páginas no busco una reconstrucción exhaustiva. Al mismo tiempo, en las siguientes páginas me gustaría resaltar muchas más conexiones conceptuales entre las posturas organicistas y los argumentos ontogenéticos-evolutivos que esgrimen los partidarios de la SEE para desafiar a la TEE.<sup>185</sup>

Comencemos por trazar distinciones más finas entre los distintos tipos de organicismo. Como señala Haraway (2004, p. 38):

Al menos tres o quizá cuatro grandes grupos de organicismo deben [...] ser distinguidos. El linaje de habla alemana incluyó a von Ehrenfels y Köhler (*Gestalt*), von Bertalanffy y Paul Weiss. El [organicismo] inglés formó dos subgrupos: Haldane, Russell, Morgan y Smutes, por un lado, y Woodger, Needham y Waddington por el otro.<sup>[186]</sup> Los norteamericanos incluyeron a Ritter, Henderson y, de una forma menos filosófica y más experimental, a R. G. Harrison. Una mención debería hacerse a un desarrollo separado entre los marxistas que vienen de Hegel, Engels y Marx, y que floreció en la biología soviética en los 1920 y 1930 (texto entre corchetes añadido).

---

<sup>183</sup> Sobre el origen del término 'organicismo' y sus relaciones con científicos decimonónicos como Bernard M. Bichat, Giles Delage, Karl Ernst von Baer, Wilhelm His y Claude Bernard, véase Haraway (2004, pp. 34-36).

<sup>184</sup> Es importante resaltar que no todos los autores adoptaron el nombre de 'organicistas' o explicitaron su afiliación al 'organicismo' con ese rótulo preciso. William Emerson Ritter llamaba a su postura 'organismalismo' ("organismalism"), Bertalanffy a la suya 'biología organísmica' ("organismische Biologie") y Schaxel habló de una 'concepción organísmica básica' ("organismische Grundauffassung"). Debido a esa heterogeneidad de nombres, autores como Baedke (2018b) prefieren hablar de 'perspectivas centradas en el organismo' en lugar de múltiples 'organicismos' (además de que resulta una designación un tanto britanocéntrica). Yo estoy de acuerdo con su posición crítica, pero en esta tesis enarbolo el término 'organicismo(s)' por la simplicidad que le aporta a la discusión, sin pretender que el 'organicismo británico' sea el parangón o la raíz de las demás perspectivas centradas en el organismo del siglo XX.

<sup>185</sup> Algunas de las posturas comunes entre los organicistas y los partidarios de la SEE se han vuelto mucho más claras para mí a partir de mis interacciones con los historiadores Jan Baedke y a Daniel Nicholson. A ellos dos les debo muchos de los esbozos de lo que expongo en esta subsección.

<sup>186</sup> Los dos subgrupos ingleses que reconoce Haraway son clasificados por el historiador de la biología Maurizio Esposito (2016) como dos generaciones distintas (cronológicamente sucesivas) de organicistas británicos. Peterson (2016), en los primeros capítulos de su libro, coincide con esa clasificación.

El filósofo e historiador de la biología Jan Baedke (2018b) propone una taxonomía similar de las perspectivas centradas en el organismo (pero sin hacer distingos categóricos entre fronteras nacionales): (i) la biología holística (primordialmente alemana, pero también con contribución de autores norteamericanos), (ii) el organicismo (británico y, en menor medida, estadounidense y vienés), y (iii) el materialismo dialéctico (con autores ingleses, soviéticos y franceses). Baedke (2018b) clasifica a los autores por sus afinidades teórico-epistémicas de la siguiente forma:

(i) *Biología holística*: Friedrich Alverdes, Bernhard Dürken, Kurt Goldstein, John Scott Haldane, Adolf Meyer-Abich, Jan C. Smuts, Jakob von Uexküll, Emil Ungerer y William Morton Wheeler.

(ii) *Organicismo*: Ludwig von Bertalanffy, Charles Manning Child, Lawrence J. Henderson, William Emerson Ritter, Edward Stuart Russell, Conrad Hal Waddington, Paul Alfred Weiss, y Joseph Henry Woodger;

(iii) *Materialismo dialéctico*: John Desmond Bernal, John Burdon Sanderson Haldane, Joseph Needham, Marcel Prenant, Julius Schaxel y Boris Zavadovsky.

La biología holística estuvo representada, principalmente, en los Estados Unidos, el Reino Unido y en Alemania. Dos de los representantes más importantes de la tradición anglosajona del holismo son el mirmecólogo estadounidense William Morton Wheeler (1926) y el polímata británico Jan Christian Smuts (1926). El primero afirmaba: “[...] el todo no es meramente una suma, o resultante, sino también una novedad emergente, o una síntesis creativa” (Wheeler, 1926, p. 433).<sup>187</sup> Y el segundo también dejaba clara su postura holista:<sup>188</sup>

Comparado con sus partes, el todo constituido por ellas es algo muy diferente, algo creativamente nuevo [...]. La evolución creativa sintetiza a partir de las partes una entidad nueva no sólo diferente de ellas, sino que las trasciende bastante. Esa es la esencia de un todo. Este siempre trascendente a sus partes, y su carácter no puede ser inferido de los caracteres de sus partes (Smuts, 1926, p. 367).

---

<sup>187</sup> Sobre el preponderante pensamiento organicista de William Morton Wheeler, véase Gibson (2013).

<sup>188</sup> Para el filósofo Daniel Brooks (2019), la obra de Smuts, centrada en el emergentismo, no puede subsumirse fácilmente en el organicismo, so pena de perder muchos matices distintivos.

Por otro lado, la visión holista también se distribuyó en Alemania. El biólogo teórico Adolf Meyer-Abich, por ejemplificar esa corriente, realizaba aserciones como la siguiente: “El Todo ha dejado de ser un principio oscuro e incomprensible, y se ha vuelto un fenómeno natural universal como la gravitación o los efectos cuánticos” (Meyer-Abich *apud* Harrington, 1995, p. 366). La hebra más importante del holismo alemán,<sup>189</sup> que comenzó su ascenso en la República de Weimar y ganó tracción con el régimen instaurado por Adolf Hitler (Rieppel, 2016, p. 188), es la así llamada ‘biología de totalidades’ (“*Ganzheitsbiologie*”; véase Rieppel, 2016, capítulo 6). La importancia y la popularidad del holismo en Alemania era tal que, como han mostrado estudios históricos recientes, incluso Willi Hennig escribió su *magnus opus* sobre sistemática filogenética (*i.e.* cladística) en 1950, “*Grundzüge einer Theorie der Phylogenetischen Systematik*”, no como una contribución yuxtapuesta a las otras escuelas clasificatorias de la sistemática, sino como una reacción en contra de la morfología idealista alemana (Rieppel, 2016, p. xiv). El holismo en Alemania era la biofilosofía por antonomasia en las primeras décadas del siglo XX, y la *Ganzheitsbiologie* era anunciada explícitamente por múltiples biólogos como una tercera vía entre el mecanicismo y el vitalismo (*Ibidem*, p. 194; sobre el holismo en la ciencia y la cultura alemana, véase Harrington, 1996).

Es importante destacar que no todos los biólogos con tendencias organicistas suscribían las premisas del holismo: por ejemplo, el embriólogo experimental Ross Harrison, desde su puesto como embriólogo experimental en los Estados Unidos, creía que el holismo de Smuts (y en particular el lenguaje del emergentismo) oscurecía las propiedades de los organismos (véase Haraway, 2004, p. 95).

En otras latitudes, los materialistas dialécticos interesados en revigorizar la ontología de la biología arguyeron que todos los procesos en la naturaleza deben conceptuarse como confrontaciones de antagonismos (tesis vs. antítesis) de las que, dialécticamente, surgen nuevas formas (cualitativamente distintas) de orden (véase Baedke, 2018b para una revisión). Un representante muy claro del materialismo dialéctico de corte organicista es el zoólogo y parasitólogo francés Marcel Prenant con

---

<sup>189</sup> La historia del ascenso del holismo en Alemania se detalla en Rieppel (2016, capítulo 4; véase también Harrington, 1996).

su libro *“Biología y Marxismo”* (Prenant, 1938). Joseph Needham, que fue una de las piedras angulares del Club de Biología Teórica de Cambridge (véase Peterson, 2016), se identificaba a sí mismo como un materialista dialéctico más que como un organicista a la usanza de Waddington o Woodger, aunque concedía que ambas posturas eran muy semejantes entre sí (véase Needham, 1936, p. 45). Para Needham, el orden de la biología correspondía a “un nuevo nivel dialéctico” (*idem*), no subsumible a los mundos de la física o la química. Su colega, Waddington (1940, pp. 146-147), en cambio, en las últimas páginas de su famoso libro *“Organisers & Genes”*, argüía que el materialismo dialéctico es una postura filosófica muy rica, pero que no debe trasminar al ámbito de las ciencias biológicas porque “incluso las mejores filosofías pueden ser muy malas guías para los hechos científicos” (*Ibidem*, p. 147). Los distintos compromisos filosóficos de los autores es una de las diferencias entre las diversas tradiciones organicistas del globo. Otra diferencia estriba en las afiliaciones políticas de los científicos organicistas durante las primeras décadas del tumultuoso siglo XX.

Materialistas dialécticos como Schaxel, Prenant, el cristalógrafo inglés J. D. Bernal y el embriólogo soviético Zavadovsky “vincularon estrechamente sus opiniones políticas de izquierda y sus cosmovisiones socioeconómicas con su trabajo experimental y teórico” (Baedke, 2018b). Por ejemplo, Julius Schaxel argumentaba que la crisis de la biología,<sup>190</sup> que buscaba resolver su proyecto de ‘biología (teórica) crítica’ (por el que comenzó a editar la serie de 31 monografías *“Abhandlungen zur theoretischen Biologie”*), “era un reflejo de la crisis del capitalismo” (Hopwood, 1997, p. 367).<sup>191</sup> En ese sentido, el materialismo dialéctico de corte organicista y el holismo germánico, defendido por autores como Adolf Meyer-Abich y Jakob von Uexküll (que en sus carreras habían intentado afiliarse al partido Nacional Socialista y sostenían opiniones anticomunistas), chocaban en sus dimensiones políticas (Baedke, 2018b; para un análisis de las tentativas fallidas de filiación de Adolf Meyer-Abich con la ideología nazi, véase Dahn, 2019; sobre la relación entre ‘biología de totalidades’ y nazismo, véase Rieppel, 2016, pp. 187–242).<sup>192</sup>

---

<sup>190</sup> “La biología contemporánea está en un estado de crisis. Una biología general, una ciencia de la vida como tal, existe en nombre solamente” (Schaxel *apud* Baedke, 2018b).

<sup>191</sup> El historiador Nick Hopwood (1997) ha estudiado con mucho detalle la activa participación política del “camarada profesor” Schaxel en la reforma socialista del sistema universitario durante la República de Weimar.

<sup>192</sup> Sobre la resistencia política de Julius Schaxel al nazismo, véase Reiß (2007, p.163; véase también Hopwood, 1997).

También hubo desavenencias en las distintas tradiciones organicistas al respecto de cómo conceptualizar el ordenamiento jerárquico y composicional de los organismos: para holistas alemanes como Adolf Meyer-Abich o el embriólogo Bernhard Dürken,<sup>193</sup> la causalidad descendente (del todo a las partes) primaba ontológicamente por sobre la causalidad ascendente (véase Baedke, 2018b), mientras que para organicistas como Waddington (1940) las dos causalidades tenían que investigarse indistintamente para entender al organismo, sin privilegiar una por sobre la otra en términos epistemológicos u ontológicos. El embriólogo estadounidense Ross Harrison, otro organicista (que no holista), coincidía con Waddington en ese sentido (véase Haraway, 2004, pp. 83, 95).

Algunas diferencias entre las diversas perspectivas organicistas se hacían patentes en cómo conceptualizar la relación entre organismo y ambiente. Por ejemplo, el holista estonio Jakob von Uexküll postuló la noción de ‘mundo circundante’ (“*Umwelt*”, en alemán) para aprehender el entrelazamiento profundo y particular de cada organismo con su ambiente:

El organismo de todo ser vivo está siempre adaptado exactamente a los notificadores que aparecen en su mundo circundante [*Umwelt*] [...]. La adaptación del animal a su mundo circundante constituye la base de su existencia; es el único factor decisivo en la estructura de sus órganos sensoriales y de sus efectores. No hay animales más o menos *adaptados* a su mundo circundante. Todos, por igual, están *perfectamente adaptados* a su mundo circundante. Con esto se viene abajo toda la teoría [darwiniana] de la adaptación, que hasta ahora tanta confusión ha producido. La teoría de la adaptación comparaba cada uno de los seres vivos con todo el mundo exterior que nos es accesible a nosotros, hombres, aun cuando cada animal tiene relación tan sólo con una pequeña parte de las cosas existentes en el mundo del hombre. [...] De esta suerte la vida de los animales resulta más clara y fácilmente inteligible, porque ahora ya podemos considerar cada animal como formando una unidad con su mundo circundante, y podemos destacar esa unidad sobre el resto del mundo exterior y estudiarla por separado (Uexküll, 1945, pp. 76-77; cursivas en el original).<sup>194</sup>

---

<sup>193</sup> “Totalidad [“wholeness”], holismo, uniformidad, estos son conceptos y palabras que en la literatura biológica contemporánea se destacan cada vez más. [...] Una biología verdaderamente organicista debe ser el objetivo para el futuro” (Dürken apud Rieppel, 2016, p. 193; énfasis añadido).

<sup>194</sup> Muy influenciado por la obra de Immanuel Kant (especialmente por su ‘giro copernicano’ que, en lugar de proponer un mundo objetivo que existe de forma independiente fuera del sujeto, invierte el planteamiento y reformula que es el sujeto el que establece el conocimiento del mundo), Uexküll expande la argumentación del filósofo de Königsberg al asegurar que no sólo el ser humano está determinado por la estructura de los *a priori* kantianos para *interpretar y dar significación* a su mundo circundante, sino que también ocurre lo mismo en cada organismo del planeta. Con un lenguaje abiertamente poético dice: “Un panorama feérico se ofrece a nuestra contemplación espiritual, si intentamos imaginar los resultados de esa coordinación biológica en los mundos innumerables de los hombres y los animales. Llenan el

El concepto de *Umwelt*, como lo define Uexküll, tiene ciertas similitudes con el concepto fenomenológico de “ser-en-el-mundo”, al postular que los organismos y sus ambientes no son dos entidades distintas, sino “una estructura unitaria que debe considerarse en forma holista” (Ostachuk, 2013, p. 51).

Otras posturas organicistas, que no necesariamente se decantaron por pensar que organismos y ambientes forman un binomio indisoluble, enfatizaron la noción de reciprocidad causal entre ambos (un tema que, como vimos en el Capítulo III, subsección III.1.2, es central para la SEE). A manera de ejemplo, J. S. Haldane, en un texto temprano publicado en la revista *Mind*, afirmó: “El organismo [...] no está más determinado por el entorno que lo que éste, al mismo tiempo, lo determina. Los dos están uno frente al otro, no en la relación de causa y efecto, sino en la de *reciprocidad*” (Haldane, 1884, pp. 32–33; énfasis añadido).

Los materialistas dialécticos de corte organicista (*v.gr.* Schaxel, Needham y Prenant) esgrimían un pensamiento de reciprocidad entre organismo y ambiente influenciado por las filosofías de la naturaleza de Hegel y Schelling, por los escritos de Karl Marx y, especialmente, por la “*Dialéctica de la Naturaleza*” de Friedrich Engels. Este es el marco dialéctico sobre el que, muchas décadas más tarde, se inscribiría el libro de Levins & Lewontin (1985), pero es de notar que sus destacados autores desconocen (o no admiten) las raíces organicistas de su propia ‘biología dialéctica’.<sup>195</sup> En todo el libro

---

universo refulgentes pompas de jabón, que aparecen y desaparecen. En cada una hay un mundo, mundo breve y humilde o suntuoso y amplio. No hay leyenda, no hay cuento que iguale en fantasía a esos mundos de la vida. El mundo de los animales monocelulares consta de notas por igual terroríficas, que empujan al ser fugitivo hasta el único lugar en donde ya no percibe estímulo alguno; y en ese lugar encuentra su alimento. La brillante medusa no siente del mundo nada más que el golpe de sus propios remos, con el que introduce en su cuerpo y expulsa de su cuerpo la corriente nutritiva del agua marina. Merced a ese golpe de remos, que es al propio tiempo el latido de su corazón, la medusa nada y respira, flotando y descansando encerrada en sí misma. Con cien ojos, la ostra jacobea no ve en su mundo más que un determinado movimiento. Pero este movimiento actúa como una señal, a la que responden dilatándose los largos flecos del órgano olfativo. [...] Y así, de grado en grado, en creciente muchedumbre, los mundos rodean a los sujetos. Destácanse cada vez más claros y distintos los notificadores en el mundo de la percepción. Son éstas al principio pocas y sencillas, luego más numerosas, más rigurosamente articuladas, más ricamente coloreadas. Y cuando hayamos saciado nuestros ojos con la contemplación de esos millares de mundos, pasemos a considerarlos en particular y en detalle. Sentiremos entonces acrecentada nuestra admiración al contemplar la perfecta coincidencia de la organización corpórea con el mundo circundante” (Uexküll, 1945, pp. 79-80). Un análisis detallado sobre la noción de *Umwelt* (y sus derivaciones en la biología teórica y la biosemiótica) puede encontrarse en Brentari (2015).

<sup>195</sup> De acuerdo con Peterson (2016, p. 241), Richard Lewontin y Stephen Jay Gould fueron de los pocos biólogos que se encargaron de “llevar el legado del organicismo hasta el final del siglo”. Dicha tesis es completamente disputable.

no hay una sola mención a los pensadores organicistas que habían desarrollado ideas muy semejantes a las suyas más de cincuenta años antes.<sup>196</sup> Lo anterior no resulta una crítica injusta pues, como ha documentado Werner Callebaut (1993) en entrevistas personales con Lewontin y Levins, ambos biólogos se alimentaron intelectualmente de las obras de los organicistas británicos como Waddington, y en sus últimos años Levins admitió que en su juventud fue lector de J. D. Bernal y Joseph Needham (cuyo materialismo dialéctico estaba siempre imbricado con sus perspectivas organicistas;<sup>197</sup> sobre las continuidades políticas de lo anterior, véase Haraway, 1975).

Laland et al. (2016) y Odling-Smee *et al.*, (2003, p. 29) reconocen que la idea de ‘causalidad recíproca’, central en la TCN y en la SEE en general, se remonta a las obras de Schrödinger y de Waddington, además de las de Levins y Lewontin (como fue revisado en la subsección V. 3.1). Pero la argumentación waddingtoniana de “pensar en términos de secuencias causales circulares y no meramente unidireccionales” (Waddington, 1959b, p. 400), propinqua a la formulación del sistema explotativo, estaba ampliamente distribuida en las tradiciones organicistas que hemos revisado en este capítulo.

Particularmente, los organicistas británicos como Waddington, Needham y Woodger estaban muy influenciados por el pensamiento procesual del filósofo Alfred North Whitehead (Peterson, 2011; 2016), quien también destacaba la reciprocidad causal entre organismo y ambiente: “Hay [...] dos lados de la maquinaria involucrada en el desarrollo de la naturaleza. Por un lado, hay un ambiente dado al que los organismos por sí mismos se adaptan. [...] El otro lado de la maquinaria evolutiva, el lado desatendido, es expresado por la palabra *creatividad*. Los organismos pueden crear su propio ambiente” (Whitehead, 1948 [1925], p. 114; cursivas en el original; sobre la agencia organísmica, véase también Walsh, 2015). Los académicos Jan Baedke y Daniel

---

<sup>196</sup> De igual forma, cuando Svensson (2018) critica a Laland y a sus colegas porque la idea de ‘causalidad recíproca’ no es una novedad de la SEE (y, en contraste, el biólogo evolutivo sueco la sitúa como una contribución original de la biología dialéctica de Levins y Lewontin, que finalmente traspasó a la TEE), está pasando por alto décadas de discusiones en las diversas tradiciones organicistas que germinaron en las primeras décadas del siglo XX.

<sup>197</sup> “Conocí el materialismo dialéctico por primera vez en mi adolescencia a través de los escritos de los científicos marxistas británicos John Burdon Sanderson Haldane, *John Desmond Bernal*, *Joseph Needham* y otros, y luego a través de Marx y Engels. [...] Una visión dialéctica de la naturaleza y la sociedad ha sido un tema principal de mis investigaciones desde entonces” (Lewontin & Levins, 2007, p. 334; énfasis añadido).

Nicholson consideran que, a partir de sus lecturas de Whitehead, Waddington comenzó a columbrar la idea del sistema explotativo (Baedke & Nicholson, comunicación personal).<sup>198</sup>

La idea de causalidad recíproca abrevó de distintos veneros en el organicismo británico, el materialismo dialéctico y la biología de totalidades. Para muchos holistas, la ‘reciprocidad’ era un pilar legado por el pensamiento kantiano (véase Brentari, 2015, p. 210). En su influyente tercera crítica, la “*Crítica del Juicio*” (mejor traducida como “Crítica de la Facultad de Juzgar” o “Crítica del Discernimiento”), Kant describió a la ‘reciprocidad’ como el patrón organizacional distintivo de los organismos:

Así como en un producto semejante de la naturaleza, cada parte existe sólo mediante las demás, de igual modo es pensada como existente sólo en consideración de las demás y del todo, es decir, como instrumento (órgano). Pero eso no basta [...] sino que ha de ser pensada además como un órgano productor de las otras partes (por consiguiente, cada una a su vez de las demás), tal como no puede serlo ningún instrumento del arte, sino sólo de la naturaleza, la cual proporciona toda materia para instrumentos [...], y sólo entonces y por eso puede semejante producto, como ser organizado y organizándose a sí mismo, ser llamado un fin de la naturaleza (Kant, 1973 [1790], § 65).

Como glosan Nuño de la Rosa y Etxeberria (2010, p. 191): “a diferencia de lo que sucede con las de un reloj, [para Kant] las partes de un organismo son, recíprocamente, causa y efecto de su forma. Los organismos son totalidades *autoproductoras* que no requieren de ningún agente externo, pues sus partes se producen recíprocamente” (énfasis en el original).

En la biología holística, la visión kantiana de la reciprocidad de la estructura orgánica se aplicó a todos los niveles de organización, incluyendo a las relaciones de los organismos con sus ambientes. Por ejemplo, el mirmecólogo estadounidense W.M. Wheeler conceptualizaba a la colonia de hormigas como un “organismo”, pues se comporta como un *todo unitario*, y le adscribía un desarrollo ontogenético y filogenético (véase Wheeler, 1911).<sup>199</sup> De manera importante (y funesta), ese razonamiento holista y

---

<sup>198</sup> Conversaciones durante los primeros días de marzo del año 2019.

<sup>199</sup> Años más tarde, Wheeler comenzaría a designar a las colonias de hormigas como ‘superorganismos’, enfocándose con ahínco en el criterio de ‘individualidad’ (véase un análisis en Gibson, 2013, p. 609).

recíproco también se trasladó al ámbito sociopolítico en el caso de la biología de totalidades alemana. Como lo ha demostrado la historiadora Anne Harrington (1996) en su libro *“Reenchanted Science: Holism in German Culture from Wilhelm II to Hitler”*, en la Alemania Nazi era muy frecuente equiparar al Estado con un ‘organismo’, que podía ser infestado por ‘parásitos’ (véase también Rieppel, 2016, capítulo 6; Harrington, 1995, pp. 365, 373):<sup>200</sup>

[...] [L]a concepción nacionalsocialista del estado y la cultura es la de un todo orgánico. Como un todo orgánico, el estado *völkisch* es más que la suma de sus partes, [...] porque estas partes, llamadas individuos, se unen para formar una unidad superior, dentro de la cual a su vez se vuelven capaces de alcanzar un nivel más alto de logro de vida [“life achievement”], a la vez que disfrutan de una mayor sensación de seguridad. El individuo está obligado a este tipo de libertad a través del cumplimiento de su deber al servicio del todo (Harrington, 1996, p. 176, citando a Karl Zimmerman, 1933, *“Die geistigen Grundlagen des Nationalsozialismus”*).

Como Baedke (2018b) ha reconstruido, muchos autores de diversas tradiciones organicistas comenzaron a extender el razonamiento centrado en el organismo a diversos sistemas. El fisiólogo norteamericano Lawrence J. Henderson, partidario del organicismo anglosajón, rumiaba que los ambientes comparten propiedades con los organismos, específicamente relaciones parte-todo y ‘adecuación’ darwiniana (“fitness”), y ahí radica la reciprocidad entre ambos:

La adecuación del ambiente [“The fitness of the environment”] es una parte de la relación recíproca de la cual la adecuación del organismo es la otra. Esta relación es completa y perfectamente recíproca; esa adecuación no es menos importante que la otra, ni tampoco es un componente de un caso particular de adecuación biológica; no es menos evidente en frecuencia en las características del agua, el ácido carbónico y los compuestos de carbono, hidrógeno y oxígeno que la adecuación en la adaptación de las características del organismo (Henderson, 1913, p. 113).

La visión de Henderson era otra manera de conceptualizar la reciprocidad entre organismo y ambiente dentro de las tradiciones organicistas (Baedke, 2018b). Otros pensadores traspolaban su razonamiento organicista a todo el universo: Baedke (2018b)

---

<sup>200</sup> Además, algunos autores alemanes acusaban a poblaciones humanas, como los judíos, de tener una mente “disolutiva” y no poder pensar en “totalidades” (y por tanto consideraban que sus capacidades cognitivas eran ‘inferiores’; véase Harrington, 1995, pp. 368-369).

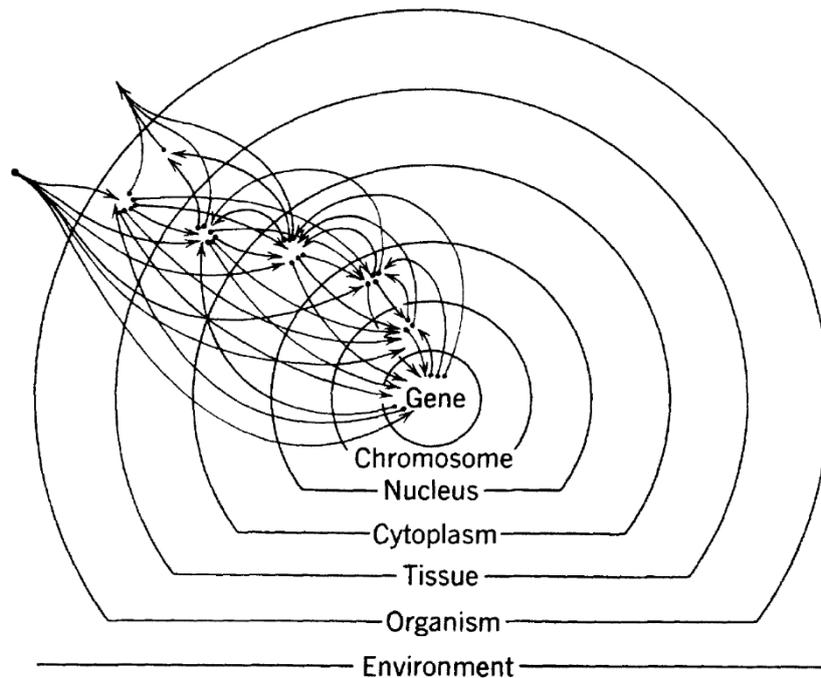
señala que el holista Adolf Meyer-Abich describía a la totalidad de la realidad como un “organismo universal”. Por otra parte, el filósofo Whitehead, fuente de inspiración para los organicistas británicos (Peterson, 2011; 2016),<sup>201</sup> postulaba una metafísica para la ciencia en la que todo el universo estaba compuesto de distintos “organismos”, y, en ese sentido, “la biología es el estudio de los organismos grandes; mientras que la física es el estudio de los organismos pequeños” (Whitehead, 1948 [1925], p. 105).<sup>202</sup>

En las distintas tradiciones organicistas, la reciprocidad entre organismo y ambiente también se predicaba en términos de los distintos niveles de organización, lo que en esta tesis hemos caracterizado como componentes de la ‘causalidad ascendente’ y ‘causalidad descendente’. Una ilustración de Paul Weiss (1959) es muy significativa en ese sentido (véase Figura 12):

---

<sup>201</sup> La obra de Whitehead que ejerció mayor influencia sobre los organicistas británicos fue “*Science and the Modern World*” (1925), y no su obra tardía (y mucho más abstrusa), por la que usualmente es reconocido como el defensor de la filosofía procesual, “*Process and Reality*” (Dupré & Nicholson, 2018, p. 8). En “*Science and the Modern World*”, Whitehead (1948 [1925]) aporta una historia condensada de las ideas científicas en los últimos siglos y arguye que la visión de la naturaleza (mecanicista, reduccionista y determinista) que ha sido hegemónica desde el siglo XVII debe abandonarse a la luz de los últimos descubrimientos en la física.

<sup>202</sup> La “filosofía del organismo” de Whitehead se discutía activamente en círculos biológicos, como lo atestigua una pieza publicada por el zoólogo australiano Wilfred Eade Agar (1936) en *The Quarterly Review of Biology*. Décadas más tarde, cuando el impulso de los movimientos organicistas había menguado en la biología (por razones que bosquejaré brevemente en el capítulo VI), Joseph Needham, que dejó la embriología experimental para convertirse en un sinólogo experto en la historia de la ciencia en China, argumentó que la filosofía de la naturaleza del pueblo chino era de talante organicista y que la ciencia moderna, apuntalada por la filosofía del organismo de Whitehead, estaba regresando a esa sabiduría: “La cosmovisión china dependía de una línea de pensamiento totalmente diferente [comparada con el mundo Occidental]. La cooperación armoniosa de todos los seres surgió, no por órdenes de una autoridad superior externa a ellos, sino por el hecho de que todos eran partes de una jerarquía de totalidades que formaban un patrón cósmico, y lo que obedecían eran los dictados internos de sus propias naturalezas. *La ciencia moderna y la filosofía del organismo, con sus niveles integrativos, han vuelto a esta sabiduría*, fortalecida por una nueva comprensión de la evolución cósmica, biológica y social” (Needham, 1991 [1952], p. 582; cursivas y texto entre corchetes añadidos). Sobre la relación entre la filosofía del organismo de Whitehead y el desarrollo del pensamiento organicista de Needham, véase Haraway (2004, p. 178).



**Figura 12.** Diagrama de lo que, según Paul Weiss, es la “red de interacciones posibles en un organismo”. Imagen tomada de Weiss (1959, p. 18). El diagrama de Weiss guarda un increíble parecido con la imagen empleada por Laland et al. (2015) para representar la ‘causalidad recíproca’ entre organismo y ambiente, y entre los diversos niveles de organización (véase también Figura 5 en el capítulo III). El parecido es aún mayor con una figura elegida por Gerd B. Müller (2017b, p. 4) para representar cómo se conciben las interacciones entre los distintos niveles de organización de un sistema en desarrollo.

Una concepción realista de las conductas celulares también debe tener en cuenta los límites establecidos para las interacciones entre partes distantes mediante la formación de compartimentos dentro de los compartimentos. Un diagrama del organismo lo representaría como un sistema de capas concéntricas, con el gen en el centro encerrado en el cromosoma, que está encerrado en el núcleo, que está encerrado en el citoplasma, que forma parte de un tejido, que forma parte del organismo, que está rodeado por el entorno externo [...]. Las flechas en el diagrama indican *la compleja red de relaciones que uno debe tener en cuenta*. Las imágenes mentales demasiado simplificadas se forman cuando, por ejemplo, se escucha la simple afirmación de que un gen “controla” una característica particular del organismo, sin permitir que sólo pueda hacerlo a través de interacciones con las capas externas, que en sí mismas se han modificado progresivamente en su larga historia de desarrollo mediante innumerables cadenas de interacciones con otras capas, incluida, por supuesto, la más interna, el gen (Weiss, 1959, p. 18; énfasis añadido).

Esta es la primera de las similitudes entre el *corpus* teórico organcista y la SEE que serán explicitadas y desarrolladas en la siguiente subsección.

### V. 3. 4. *Similitudes entre el corpus teórico organicista y la SEE*

Las diversas conceptualizaciones sobre la reciprocidad causal entre organismo y ambiente llevaron a los biólogos organicistas a enfrentar el desafío intelectual de *evitar perder al organismo en el entorno* (véase Baedke, 2018b). Si las interacciones entre organismo y ambiente eran inextricables o conformaban una unidad, el organismo se diluía en el ambiente o pasaba a formar parte de él. ¿Cómo hablar de ‘perspectivas centradas en el organismo’ si no hay distinción entre organismos y ambientes? El quid de la cuestión para los organicistas era definir cómo separar al organismo de su ambiente (*i.e.* qué criterios de individuación esgrimir). Como se señaló en el Capítulo III, al final de la sección III. 1. 3, los proponentes de la SEE están ante una coyuntura muy semejante (y este es otro punto de conexión entre el marco conceptual del evolucionismo contemporáneo y las perspectivas centradas en el organismo de principios del siglo XX). Para muchos autores de distintas tradiciones organicistas, simplemente no había tal distinción (o, si la había, sólo se trazaba epistemológicamente con fines heurísticos); por ejemplo, John Scott Haldane enfatizó que “la relación entre organismo y ambiente no es una mera relación mecánica en la que podamos separar las influencias del organismo y el ambiente [...]. *En la interpretación biológica nunca podemos separar al organismo del ambiente*” (Haldane, 1935, p. 31; énfasis añadido). Needham (1936, p. 10) también llegó a aseverar que “[n]o podemos separar a la estructura orgánica de la ambiental, ya que *no se puede trazar ninguna línea clara entre organismo y ambiente*” (énfasis añadido; una reconstrucción más detallada, con un mayor número de ejemplos, puede encontrarse en la sección “Anti-Individualistic Challenges for Organism-Centered Biology” de Baedke, 2018b).<sup>203</sup>

Al mismo tiempo, muchos otros organicistas lucharon por defender la separación del organismo de su ambiente, empleando criterios que versaban sobre su organización, actividades regulatorias y metabolismo (véase Baedke, 2018b, sección “The Unifying Concept of Life”; véase también Nicholson, 2018). Una vía para individuar a los

---

<sup>203</sup> Las fronteras porosas en la biología (entre organismo-ambiente u organismo-organismo) también se argumentaban experimentalmente. Schaxel realizó experimentos de ‘parabiosis’ en los que vinculó vasos sanguíneos y tejidos de ajolotes en desarrollo, creando un sistema cardiovascular con un corazón que conectaba dos putativos ‘individuos biológicos’. Esa nueva unidad permaneció viva por siete años (Baedke, 2018b; véase también Reiß, 2007, pp. 161-163).

organismos vivientes era concebirllos como sistemas abiertos con la habilidad de autoorganizarse a través de procesos metabólicos, lo que les permitía conservar una estabilidad dinámica y separarlos de sus entornos (Nicholson, 2018). Un ejemplo de lo anterior lo encontramos, de nueva cuenta, en la obra de J. S. Haldane. El fisiólogo británico conceptualizaba al organismo como un todo integrado y coordinado que exhibía “una delicada regulación [que] es mantenida, día tras día, y año tras año, a pesar de todo tipo de cambios en el ambiente externo, a pesar de los cambios metabólicos constantemente ocurriendo en todos los tejidos vivos” (Haldane, 1917, p. 17). Esa regulación holística separaba al organismo del ambiente, a pesar de que sus estructuras están conformándose todo el tiempo con la incorporación y recambio de materiales provenientes del entorno (*Ibidem*, p. 90). O, como Bertalanffy lo delineaba, “las formas vivientes [...] son la expresión de un flujo perpetuo de materia y energía que pasa al organismo y al mismo tiempo lo constituye” (Bertalanffy *apud* Nicholson, 2018, p. 148). Y, en ese mismo tenor, Lawrence Henderson realizó la siguiente aserción: “las entidades vivientes preservan, o tienden a preservar, una forma ideal, mientras fluye a través de ellas una corriente constante de energía y materia que siempre está cambiando” (Henderson *apud* Nicholson, 2018, p. 150). El filósofo e historiador Daniel Nicholson profundiza en esa hebra de argumentación organicista (y la suscribe para la biología del siglo XXI):

La actividad incesante de los organismos que garantiza su existencia continua es una actividad de intercambio con su entorno. Los organismos dependen totalmente de su entorno por la energía que necesitan para mantenerse lejos del equilibrio [termodinámico]. Además, están literalmente compuestos por los materiales que importan de él. Por lo tanto, es engañoso suponer que un organismo puede entenderse aislado del entorno en el que está siempre incrustado. [...] Un organismo está *hecho* de su entorno y, al mismo tiempo, ayuda a *construirlo* a través de sus actividades (que incluyen sus intercambios metabólicos con él) (Nicholson, 2018, p. 155; cursivas en el original y texto entre corchetes añadido).

La problemática filosófica de diferenciar a los organismos de sus entornos continuaría por las siguientes décadas (y, como argumenté en la sección III. 1. 3., sigue vigente al día de hoy; véase también la argumentación en Baedke, 2018b). Así lo haría ver Georges Canguilhem en uno de los ensayos de “*El conocimiento de la vida*” (en donde reconoce la influencia directa de algunos organicistas como Jakob von Uexküll):

La relación entre el organismo y el ambiente es la misma que la existente entre las partes y el todo de un organismo. La individualidad de lo viviente no se detiene en sus fronteras ectodérmicas más de lo que comienza en la célula. La relación biológica entre el ser y su entorno [“milieu”] es una relación funcional, y, por lo tanto, móvil; sus términos sucesivamente intercambian roles. La célula es un medio para los elementos intracelulares; ésta misma vive en un medio interior, que a veces está en la escala del órgano y otras veces en la del organismo; el organismo mismo vive en un medio que, de cierta manera, es para el organismo lo que el organismo es para sus componentes (Canguilhem, 2008 [1965], p. 111).

La discusión anterior también nos lleva a resaltar otro de los componentes filosóficos de las visiones organicistas hasta ahora no explicitado, y que, creo yo, también está presente en la SEE: una ontología procesual.<sup>204</sup> Una cita que entresaco de la obra del mirmeecólogo organicista Morton Wheeler despliega el quid de la cuestión:

Es obvio que no se puede dar una definición adecuada, porque *el organismo no es ni una cosa ni un concepto, sino un flujo o proceso continuo*, y, por tanto, siempre cambiante y nunca completo. [...] Un organismo es un sistema complejo, definidamente coordinado y por tanto individualizado, de actividades que están principalmente dirigidas a obtener y asimilar sustancias de un ambiente, para producir otros sistemas similares, conocidos como progeñe, y a proteger al sistema mismo [...] de los disturbios que emanan del ambiente (Wheeler, 1911, p. 308; énfasis añadido).

Como Dupré & Nicholson (2018, p. 10) capitulan: “la ontología del organicismo era distintivamente procesual”. Enfatizar la naturaleza procesual de los organismos significa mover el foco hermenéutico de los constituyentes materiales en sí mismos a

---

<sup>204</sup> A pesar de que la metafísica de sustancias ha dominado en la filosofía y las ciencias desde hace milenios (véase una reconstrucción en Dupré & Nicholson, 2018), a lo largo de la historia muchos autores han argumentado que sólo una metafísica procesual aprehende adecuadamente la naturaleza de la realidad, que es entendida fundamentalmente como una secuencia de ocurrencias o eventos interconectados. Lo que caracteriza a un proceso son las interacciones dinámicas entre sus constituyentes materiales, no los constituyentes *per se*; en esta perspectiva, la realidad consiste en una jerarquía de procesos entrelazados e interconectados, lo que lleva a “una visión del mundo que enfatiza la interrelación y la totalidad [“wholeness”], en contraste con la postura reduccionista, que busca explicaciones al separar los constituyentes individuales de un sistema” (Jaeger & Monk, 2015, p. 1065). Las ‘cosas’ serían, en ese sentido, abstracciones de una realidad siempre cambiante o patrones transitorios de estabilidad en un flujo circundante siempre en movimiento (véase Dupré & Nicholson, 2018). En los últimos años, en la biología evolutiva del desarrollo y en la filosofía de la biología ha habido llamados para (re)adoptar una perspectiva procesual para entender los fenómenos vivientes que se aleje del mecanicismo asociado a la metafísica de sustancias (véase, por ejemplo, Dupré, 2012; Jaeger & Monk, 2015; Dupré & Nicholson, 2018).

los devenires e interacciones de éstos a lo largo de múltiples niveles de organización.<sup>205</sup> John Dupré y Daniel Nicholson (2018, pp. 8-11) demuestran que biólogos de tradiciones británicas y vienesas del organicismo (como J. S. Haldane, E. S. Russell, Joseph Henry Woodger, Conrad Hal Waddington, Paul Weiss y Ludwig von Bertalanffy) sostenían una perspectiva procesual (naturalizada y empíricamente informada) para entender al organismo. Por ejemplo, Russell caracterizaba al organismo procesualmente como “esencialmente una actividad en tránsito, cambiando de una forma a otra, siempre en desarrollo o retroceso, pero nunca quedándose quieto” (Russell *apud* Dupré & Nicholson, 2018, p. 9), y en otro pasaje de su extensa obra biológica afirmaba que “[e]l organismo no es, como una máquina, una construcción estática, sino una organización constantemente cambiante de actividades funcionales” (*idem*; sobre la distinción entre organismos y máquinas, trazada en consonancia al pensamiento organicista, véase Nicholson, 2013; véase también Baedke, 2018a, p. 43).

En la SEE, el desarrollo constructivo (especialmente cuando es visto bajo el lente del nicho ontogenético) y la noción de causalidad recíproca (entre organismo y ambiente, por una parte, y de forma transversal entre diversos niveles de organización) parecen conceder una ontología procesual (Capítulo III, subsecciones III. 1. 2 y III. 1. 3). Stotz (2017) habla de una teoría de “construcción del nicho ontogenético” que integra al desarrollo como un *proceso* contingente, plástico y constructivo que se trenza en la relacionalidad de los recursos ontogenéticos y el contexto ecológico en un sentido amplio (véase también Laland et al., 2015).<sup>206</sup> Además, como se argumenta en Fábregas-

---

<sup>205</sup> Siguiendo a las reflexiones de las tradiciones organicistas, Dupré & Nicholson (2018, p. 27) arguyen que es necesario revigorar el pensamiento procesual para la biología (y la filosofía de la biología): “Las cosas se ven muy diferentes cuando concebimos al mundo biológico como organizado no como una jerarquía estructural de las cosas, sino como una jerarquía dinámica de procesos, estabilizada en diferentes escalas de tiempo. En ningún nivel de la jerarquía biológica encontramos entidades con límites rígidos y un repertorio fijo de propiedades. En cambio, tanto los organismos y como sus partes son conglomerados exquisitamente regulados de corrientes anidadas de materia y energía. Los procesos que conforman la jerarquía biológica no solo se componen entre sí, sino que también proporcionan muchas de las condiciones propicias para la persistencia de otros procesos en la jerarquía, tanto en los niveles superiores como en los inferiores. En otras palabras, las entidades visibles y tangibles en cada nivel no se dan simplemente (como en una jerarquía estructural de cosas), sino que se mantienen dinámicamente por la actividad continua que tiene lugar en los niveles superiores e inferiores en la misma jerarquía” (véase también Baedke & Mc Manus, 2018 para una interpretación procesual de las jerarquías en el desarrollo y la evolución).

<sup>206</sup> El compromiso de la SEE con cierta *imagen de la causación*, en el sentido epistémico desarrollado por Griesemer (2000) y García-Deister (2005a; 2005b), que señalé en el Capítulo III, subsección III. 1. 2., es definitivamente *procesual*.

Tejeda & Vergara-Silva (2018b), la extensión que postula la SEE, con relación a la ontología de la SM/TEE, se refiere a los *procesos* evolutivos y no a las entidades evolutivas (como ocurre, en contraste, en la TJE de Eldredge, sección V. 2. 1). El marco conceptual defendido por Laland et al. (2015) propugna por una ontología extendida de procesos evolutivos centrados en los devenires de la ontogenia de los organismos.<sup>207</sup> Nicholson (2018, p. 34) argumenta que la teoría de sistemas en desarrollo está apuntalada por una ontología de procesos,<sup>208</sup> y yo extendiendo esa tesis a la SEE (que, como también mostré en el Capítulo III, tiene una fuerte impronta de las teorizaciones de Susan Oyama y sus allegados).

Como hemos visto a lo largo de esta sección (V. 3), existen múltiples similitudes entre los postulados teóricos de los organicistas iniseculares y aquellos amparados por la SEE, casi cien años después. Entre ellas, el enfatizar la responsividad de los sistemas en desarrollo a los estímulos ambientales, el admitir la agencia organísmica y sus consecuencias perdurables en los ambientes, el subrayar la reciprocidad causal trenzada entre organismo y ambiente (y en términos de causalidad ascendente y descendente entre diversos niveles de organización, *i.e.* entre partes y todo), el problematizar la distinción entre factores ‘externos’ e ‘internos’, y aseverar que se trata de ‘perspectivas centradas en el organismo’ (como ocurre en Laland et al., 2015; véase también Capítulo III, secciones III. 1. 1, III. 1. 2. y III. 1. 3.) con una postura ontológica procesual. Incluso podemos encontrar barruntos de críticas al pensamiento genocentrista en las obras de los organicistas, pese a que la genética aún no se había erigido como la ciencia

---

<sup>207</sup> Como argumenté en el Capítulo III, subsección III. 3. 1, una importante meta epistémica para la SEE es suministrar *explicaciones mecanísticas de la evolución fenotípica* (Pigliucci & Müller, 2010b, pp. 12–14); particularmente, explicaciones sobre el origen y el mantenimiento de variación fenotípica (a partir de fuentes genéticas y no genéticas) que está, al mismo tiempo, integrada funcionalmente con los sistemas ontogenéticos del organismo y es un potencial blanco de acción de la selección natural (Laland et al., 2015). Al hablar aquí de *explicaciones mecanísticas* debe introducirse una salvedad filosófica: éstas deben limitarse al nivel epistemológico y no trascender a lo óntico, pues, si la SEE es una nueva postura organicista, el organismo en desarrollo no puede ser pensado como máquina (véase también Baedke & Mc Manus, 2018 para una crítica de las limitaciones del pensamiento mecanicista para concebir el desarrollo y la evolución en contraposición con una visión ontológica procesual).

<sup>208</sup> “Si los organismos son ciclos de desarrollo, entonces deberíamos considerar estos ciclos de desarrollo, en lugar de los segmentos temporales cosificados [“thing-like time slices”] que extraemos de ellos, como las entidades reales que componen el proceso evolutivo. De hecho, esta es la visión de la evolución que los teóricos de los sistemas de desarrollo han estado defendiendo durante muchos años, con el corolario vital de que la evolución puede ser impulsada por cambios en cualquiera de los factores que contribuyen a reproducir el ciclo de desarrollo” (Nicholson, 2018, p. 34).

hegemónica que restringió el estudio de la herencia a los contenidos del núcleo celular y, con ello, relegó el desarrollo a un segundo plano (sobre la relación disjunta entre genética y embriología, véase Gilbert, 1998; sobre el ascenso del ‘gen’ en el estudio de la herencia, véase Rheinberger & Müller-Wille, 2017). Para los organicistas, los genes eran *uno más* de los recursos del desarrollo, y no los agentes rectores de éste y de la evolución.<sup>209</sup>

En última instancia, los organicistas creían que la herencia no se explicaría principalmente con la genética (que se ocupa de la distribución estadística de las variaciones fenotípicas entre las poblaciones), sino con el desarrollo (que aborda la reproducción regular del fenotipo en el organismo individual, tomado como un todo). Y esto porque eran muy conscientes de la apertura y la plasticidad del proceso de desarrollo (que entendieron que resultaba de una confluencia de factores internos y ambientales) que no podían concebirlo como el resultado de la acción de partículas hereditarias fijas o ‘determinadas’ (Nicholson & Gawne, 2015, p. 363; cursivas en el original).

Por ejemplo, Woodger ponderaba: “No hay necesidad de considerar al cigoto como una bolsa misteriosa de ‘potencias’ que, a la hora señalada, proceden a florecer en los ‘caracteres’ ‘para’ los que se dicen que son” (Woodger 1931, p. 203). Otrosí, Woodger rechazaba la visión preformacionista de los genetistas en la que “la cromatina toma el lugar del Dios de Descartes como ‘la mecánica controladora’” (Woodger, 1930a, p. 18). Y siguiendo la concepción organicista, el biólogo escocés Edward Stuart Russell se pronunció al respecto:

Si nos aferramos al principio de que el todo no puede explicarse completamente en términos de sus partes, que los modos de acción de las unidades superiores pueden estar condicionados, pero no pueden explicarse completamente, por los modos de acción de las unidades inferiores, se deduce *que ninguna sustancia ni ninguna unidad subcelular puede invocarse como una explicación suficientemente completa de los fenómenos del desarrollo y la herencia, que son esencialmente fenómenos manifestados por organismos completos* (Russell *apud* Nicholson & Gawne, 2015, p. 332; énfasis añadido).

---

<sup>209</sup> Aunque, por supuesto, otra salvedad debe introducirse: biólogos como Waddington le daban más peso a los genes y a sus interacciones complejas durante el desarrollo que otros autores de corte organicista (véase Waddington, 1940).

Para los organicistas, entonces, “la idea un ‘monopolio nuclear’ resultaba demasiado estrecha y reduccionista” (Beyler, 1996, p. 253). Lo anteriormente expuesto resuena de forma importante con la visión de desarrollo constructivo de la SEE, que coloca a los genes como un recurso más (sin adjudicarle primacia causal) para lograr la reconstitución del organismo. De cualquier forma, recordemos que “[e]n la SEE, los genes<sup>210</sup> no son causalmente privilegiados como programas o planos que controlan y dictan los resultados fenotípicos, sino que son, mas bien, partes de las dinámicas sistémicas de interacciones [...] en ciclos de vida completos. Esto representa un cambio de un rol *programático* de los procesos ontogenéticos en la evolución a uno *constructivo*” (Müller, 2017b, p. 7; cursivas en el original).

En suma, existen muchas similitudes entre el (emergente) *corpus* teórico de la SEE y las ideas sostenidas en el seno de las perspectivas organicistas de principios del siglo XX. La hipótesis historiográfica que me gustaría poner sobre la mesa, para ser robustecida o refutada en trabajos posteriores, es, entonces, que dicho *corpus* de la SEE es, realidad, pre-Síntesis Moderna y no post-SM.<sup>211</sup> Autores como Pigliucci, Müller, Laland, Uller y colegas están re-instanciando las ideas organicistas en el paisaje plural del evolucionismo contemporáneo, pero sin cobrar plena conciencia histórica de ello. Reconozco, por supuesto, que hace falta mucho trabajo histórico (que recurra a múltiples archivos y enarbole concienzudamente una perspectiva transnacional) para demostrar las continuidades y/o discontinuidades entre las perspectivas organicistas y la SEE. Además de las parcas hebras que he podido exhumar con las fuentes primarias a mi disposición (como el vínculo entre el Club de Biología Teórica y la TCN en la subsección V. 3. 1, o la tesis de la reciprocidad entre organismo y ambiente, subsección V. 3. 3), se requieren de múltiples estudios históricos que adopten enfoques distintos al que seguí en estas páginas. Es necesario mostrar cuáles fueron los “itinerarios del conocimiento” (*sensu* Mateos & Suárez, 2015) de los organicismos desde el período entreguerras hasta las postrimerías del siglo XX (trazando vínculos con las discusiones

---

<sup>210</sup> Es importante resaltar que los ‘genes’, *qua* concepto científico, que tanta fijación han provocado en los biólogos evolutivos de la TEE (y sobre los que dirigen su crítica los epígonos de la SEE), no refieren a lo mismo que los ‘genes’ de las primeras décadas del siglo XX (sobre los que discutían los organicistas en distintos puntos del globo; véase Rheinberger & Müller-Wille, 2017).

<sup>211</sup> Esta hipótesis también la sostienen historiadores interesados en las perspectivas centradas en el organismo de las primeras décadas del siglo XX (Baedke & Nicholson, comunicación personal).

que reconstruí en el Capítulo II al respecto de las figuras de Massimo Pigliucci y Gerd B. Müller), en donde se enhebran las dimensiones locales y globales de las actividades científicas situadas socioculturalmente, y se incluyan prácticas y teorías: una tarea de gran envergadura que podría constituir varios proyectos de investigación en el futuro. Además, debe tomarse en cuenta que las narrativas dominantes sobre la historia de la biología en el siglo XX están inundadas por la injerencia del (largo) “siglo del gen” (Keller, 2000), por lo que muchas de las tradiciones organicistas (o su importancia moldeando prácticas o teorías biológicas) han sido soterradas por esa historiografía. Reconstruir los itinerarios del conocimiento biológico organicista requiere de repensar el pasado de la biología con una nueva mirada. En el Capítulo VI, intentaré bosquejar algunas respuestas a la pregunta de “¿qué pasó con el movimiento organicista?”, según lo que han expuesto algunos historiadores (Haraway, 2004; Peterson, 2016; Esposito, 2016; Brooks, 2019). Después de ello, procederé a las reflexiones finales suscitadas por esta investigación y redondearé el manuscrito de tesis con las conclusiones y perspectivas a futuro.

En este capítulo señalé que es importante reconstruir las historias de los distintos organicismos en las primeras décadas del siglo XX, sobre todo a la luz del interés renovado en los procesos ontogenéticos (particularmente en sus redes de interacción y su organización), y en las relaciones recíprocas entre organismos y ambientes (véase Baedke, 2018a, p. 209). También argumenté que existen muchas similitudes entre el (emergente) *corpus* teórico de la SEE y las ideas sostenidas en el seno de las perspectivas organicistas de principios del siglo XX. Por lo anterior, propongo la hipótesis de que el *corpus* teórico de la SEE es, realidad, pre-Síntesis Moderna y no post-SM. Sin embargo, dado que la SEE se ha planteado en los últimos años como un movimiento de renovación del evolucionismo que busca *extender* la SM/TEE, resulta igualmente importante situar a este marco conceptual en la historia de las múltiples tentativas de ‘extensión’ de la Síntesis Moderna que se propusieron en la segunda mitad del siglo XX, con mayor intensidad en la década de los ochenta (como reconstruí escuetamente en la sección V. 2). Las reflexiones históricas e historiográficas de este capítulo sólo constituyen un primer paso para construir una *narrativa polifónica* que problematice las profundas raíces de la SEE en distintos episodios de la historia de la biología.

## CAPÍTULO VI.

# El regreso del organismo: exploraciones finales, perspectivas y conclusiones

«Después del (confundido) gen, es el organismo viviente, como agente activo de su propia ontogenia adaptativa y evolucionabilidad, que está nuevamente listo para regresar al asiento ontológico de conductor»

–Lenny Moss (2003, p. 198).

### *VI. 1. Organismos redux: encontrados, perdidos, (re)encontrados y ¿vuelto a perder?*

En la biología contemporánea, de acuerdo con historiadores y filósofos de la disciplina, ha sobrevenido el renacimiento del ‘organismo’ como categoría analítica, epistémica y ontológica central para articular discusiones teóricas e investigaciones empíricas (véase Nicholson 2014a). En contraposición con el genocentrismo rampante, propio de la TEE (véase Noble 2011; Esposito 2017a), que proscribió la posibilidad de pensar a los organismos como algo más que ‘bolsas de genes’ o vehículos pasivos que garantizan la replicación y propagación de éstos a lo largo de las generaciones, el ‘organismo’ ha sido “reinventado” (usando la expresión que da título a Wagner, 2015) a partir de prácticas y contribuciones conceptuales de la biología evolutiva del desarrollo (Müller 2007a; 2007b), la teoría de construcción de nicho (Odling-Smee et al. 2003; Laland et al. 2016), el estudio de la plasticidad fenotípica (West-Eberhard, 2003) y la teoría de sistemas en desarrollo (Oyama 2000; Griffiths & Gray, 2004), entre otras hebras de teorización biológica. Como hemos visto en capítulos previos, algunas unidades epistémicas de todas esas áreas de investigación han sido movilizadas por los biólogos evolutivos para constituir los primeros peldaños de la SEE (véase Laland et al., 2015; Capítulo III, sección III. 4), en un ejemplo que se ajusta a lo delineado por Brigandt (2010) al respecto de la epistemología de la integración explicativa en las ciencias biológicas. Se ha expuesto a lo largo de esta tesis, especialmente en Capítulo III, que la SEE enarbola la bandera de perspectiva centrada en el organismo, en contraste con la TEE y su énfasis prioritario en los genes y su potestad causal para dirigir la evolución fenotípica.

Para muchos practicantes de las ciencias biológicas, situados en distintas ubicaciones geográficas y con diversos trasfondos disciplinares, la reconstitución del ‘organismo’ (contextualizado siempre en los devenires de una ontogenia) como categoría explicativa en sus pesquisas (*i.e.* como *explanandum*, sin darlo por sentado como el epifenómeno de un ‘programa genético’, y, adicionalmente, como parte de los *explanantia* de muchos otros fenómenos biológicos), es un elemento indispensable para repensar la biología evolutiva en el siglo XXI (véase, por ejemplo, Bateson, 2005; Etxeberria & Umerez, 2006; Pepper & Herron, 2008; Sultan, 2015; Laland et al., 2015; para discusiones adicionales, consúltese Walsh, 2015). Concomitantemente, en los discursos y las orientaciones teóricas de algunos practicantes de la antropología (biológica y social/cultural) confluyen perspectivas que privilegian al organismo por sobre los genes y prestan atención al entramado de relaciones causales de múltiples recursos interdependientes (*v.gr.* genéticos, epigenéticos, ecológicos, culturales, simbólicos) que co-participan en el desarrollo de los seres humanos (por ejemplo, Ramírez-Goicochea, 2013; Schultz, 2014; Fuentes 2015, 2016; Ingold, 2018; para una revisión de estos temas, véase Vergara-Silva, 2016). Apuntalando esos discursos subyace un viraje filosófico para dejar de concebir *ontologías de sustancias/entidades* en las ciencias bioantropológicas, y abrir la puerta a *ontologías de procesos*, de incesantes devenires que entrecruzan la ontogenia y la evolución (véase *p.ej.* Ingold & Palsson, 2013 y los capítulos en Nicholson & Dupré, 2018), tal como lo discutimos en el Capítulo V, subsección V. 3. 3.

Este pensamiento ‘organísmico-ontogenético-procesual’ en la biología y en la antropología contemporáneas, no perfectamente homologable entre sí (tanto intra como interdisciplinariamente), con diversos matices según los autores y las tradiciones investigativas involucradas, se encuentra, pues, en la palestra internacional. Empero, hace unas cuantas décadas, el horizonte ontológico de algunas disciplinas y corrientes evolucionistas distaba mucho del actual. El organismo dejó de ser la entidad fundamental para la biología en la segunda mitad del siglo XX, sitio que fue ocupado por los genes (véase Keller, 2000; Nicholson, 2014a).<sup>212</sup> Lo anterior se hace patente en Wilson (1980, p. 3): “El organismo es solamente la vía que tiene el ADN de producir más

---

<sup>212</sup> Sobre “el eclipse del organismo”, según la expresión adoptada por el filósofo Denis Walsh, véase Walsh (2015, parte 1).

ADN”. Y, sumado a lo anterior, la evolución comenzó a comprenderse como un fenómeno predominantemente molecular: “La evolución es la manifestación externa y visible de la supervivencia de replicadores alternativos [...]. Los genes son replicadores; los organismos [...] son mejor no considerados como replicadores; son vehículos en los que viajan los replicadores” (Dawkins, 1976, p. 82; sobre la molecularización de la biología evolutiva, véase Suárez-Díaz, 2017).

En la segunda mitad del siglo XX, muchos biólogos y antropólogos disconformes con la SM/TEE denunciaron la ausencia del organismo de la ontología de la biología evolutiva. Por ejemplo, Brian Goodwin (1999, p. 230) aseveró: “Los organismos han desaparecido como entidades fundamentales, como unidades básicas, de la biología contemporánea porque no tienen un estatus real como centros de agencia causal. Se considera que los organismos son generados por los genes que contienen. [...] [N]o hay una unidad causalmente eficaz que trasciende las propiedades de las partes interactuantes”. Por otro lado, las ausencias del ‘organismo’ y de un pensamiento relacional están en la base de las críticas que el influyente antropólogo británico Tim Ingold ha esgrimido por años en contra de las posturas de los biólogos evolutivos tradicionalistas (véase Ingold, 1990; 2004).

Desde la década de los ochenta, muchas de las llamadas por extender, expandir o reemplazar la SM/TEE (véase Depew & Weber, 2013 para una visión de conjunto) enarbolaron un discurso que reclamaba la reconstitución del ‘organismo’ en la biología evolutiva. Stephen J. Gould, por ejemplo, juzgó el declive del concepto de ‘organismo’ como un revés a ser remediado por el surgimiento de una reformada teoría de la evolución que, entre otras cosas, devolviera “a la biología un concepto de organismo” (Gould, 1980, p. 129). David Rollo, en el prefacio de *“Phenotypes: Their Epigenetics, Ecology and Evolution”* (que, recordemos, fue influyente para Pigliucci en su cruzada por postular una SEE, véase Capítulo II, sección II. 1. 2), afirmó que el propósito de su libro era regresar al organismo a su lugar legítimo como el centro de la selección y la evolución (Rollo, 1995, p. xi). El último ejemplo que citaré en esa tónica, de la nutrida literatura científica de las últimas décadas que disiente explícitamente con la TEE, corresponde a Susan Oyama y su visión sobre el lugar de la teoría de sistemas en desarrollo en el evolucionismo: en las primeras páginas de su libro *“Evolution’s Eye”*,

cuando diserta sobre el papel de los sistemas de desarrollo en la evolución, la psicóloga norteamericana explica que la meta de su libro es “poner de vuelta a los organismos” en la evolución, o, dicho de otro modo, “restaurar al organismo” (Oyama, 2000b, pp. 30-31).<sup>213</sup>

Una pregunta que prorrumpe en esta exposición de ideas es, entonces, ¿cómo se perdió, en el transcurso del siglo XX, al organismo de la ontología de la biología? ¿Qué pasó con los movimientos organicistas en el globo y sus cruzadas por fundamentar las ciencias de la vida a partir de conceptos como ‘organismo’, ‘organización’, ‘reciprocidad’ y ‘jerarquía’? (Capítulo V, sección V. 3). ¿Cómo, después de más de cincuenta años, han vuelto a encontrar un asidero las ideas de talante organicista en el paisaje contemporáneo del evolucionismo? Tal como he argumentado en esta tesis, la SEE ha aportado impulsos centrales para revitalizar al ‘organismo’ con ideas teóricas muy similares a las propugnadas por los diversos movimientos organicistas (Capítulo V, subsección V. 3. 3). ¿Es realmente la SEE una nueva instanciación de las ideas organicistas o constituye, en cambio, una vertiente teórica con convergencias destacadas que no tiene continuidad histórica con el *corpus* organicista? En el cierre de esta tesis no podré dar respuesta satisfactoria a todas esas interrogantes, que permanecen abiertas como perspectivas de investigación a futuro, pero aportaré un par de reflexiones encaminadas a su resolución.

A últimas fechas, los historiadores de la biología han indagado sobre algunas de las razones que explican la desaparición (casi completa) del organicismo de los discursos, las teorizaciones sobre los fenómenos de lo viviente y las prácticas biológicas en la segunda mitad del siglo XX. Pero antes de entrar en ellas, debo detenerme un momento a reflexionar por qué, hasta la fecha, un número tan limitado de filósofos e historiadores de la biología le ha prestado atención a los movimientos organicistas. Antes del trabajo de académicos como Maurizio Esposito, Daniel Nicholson, Erik Peterson y Jan Baedke, entre otros, muchos autores se habían expresado con sorna al

---

<sup>213</sup> Una salvedad debería introducirse en este punto. No todos los defensores de la teoría de sistemas en desarrollo, o de visiones alternativas a la TEE, buscan restituir al organismo en la ontología de la biología. Como muestra de lo anterior, el psicólogo evolucionista Russell Gray (1992, p. 199), defensor junto con el filósofo Paul Griffiths de la teoría de sistemas en desarrollo, enfatiza que su visión no es un “regreso al organismo”.

respecto de las biofilosofías organicistas y las teorías científicas que amparan.<sup>214</sup> El influyente historiador y filósofo Michael Ruse, por ejemplo, suele aludir a ellas de forma derogatoria, situándolas como antecedentes vacuos de la filosofía de la biología antes de la década de los setenta: “sólo aquellos que estuvieron ahí en ese tiempo [...] pueden saber qué malo era lo que se presentaba entonces como filosofía de la biología. [...] Eran cosas espantosas, marcadas por un exiguo conocimiento de la biología” (Ruse, 2000, p. 467); “durante gran parte de la primera parte del siglo XX, la filosofía de la biología se encontraba en un estado lamentable” (Takacs & Ruse, 2013, p. 6).<sup>215</sup> Para el historiador de la biología Nils Roll-Hansen (1984), las tendencias organicistas/holistas de principios del siglo XX (más filosóficas que científicas, en su opinión) fueron, en realidad, una suerte de ‘mecanicismo encubierto’ y él juzga que pensadores como Edward Stuart Russell y Joseph Henry Woodger no tuvieron ninguna influencia en los desarrollos de la biología en las siguientes décadas. En otras palabras, Roll-Hansen considera que el organicismo fue un callejón sin salida. Por otra parte, el historiador Joe Cain (2000) le destina una lectura poco caritativa a Joseph Henry Woodger, encasillándolo como un prosélito del positivismo lógico que falló al intentar trasvasar la prerrogativas del Círculo de Viena a la biología, y hoy es un tropo común entre los académicos pintar a Woodger de ese modo.<sup>216</sup> El historiador Robert Olby en su libro “*The Path to the Double Helix: The Discovery of DNA*”, que se ha vuelto un clásico para la historiografía tradicionalista de la biología molecular, subsume las contribuciones del Club de Biología Teórica de Cambridge a la cristalografía de biomoléculas (un tema que ciertamente le interesaba a J. D Bernal, Dorothy Wrinch y Joseph Needham), y, con ello, las discusiones del grupo

---

<sup>214</sup> Es importante destacar que también existieron importantes contribuciones tempranas a los estudios de los organicismos como el libro de Donna Haraway “*Crystal, Fabrics, and Fields*” de 1976, reeditado en 2004 con un prólogo del biólogo del desarrollo e historiador Scott F. Gilbert (véase Haraway, 2004 [1976]).

<sup>215</sup> Hasta hace muy poco, todo lo que quedaba fuera de la SM/TEE, como el organicismo, no era materia de discusión de los filósofos de la biología. Como dice Caponi (2007, p. 200): “En el orden neodarwiniano la *teoría de la selección natural* fue la clave rectora de toda la *biología evolucionaria*, y la *filosofía de la biología* asumió esa contingencia histórica como si fuese una necesidad de la razón. Como Kant hizo con la física newtoniana, los *filósofos de la biología* erigieron a la *teoría de la selección natural*, a sus presupuestos, a sus conceptos fundamentales y al elenco de factores de cambio y permanencia por ella reconocidos, en la clave para definir los límites y las condiciones de posibilidad de toda una ciencia. Para ellos, hacer *biología evolucionaria* no podía ser otra cosa que aplicar, ampliar el alcance, y eventualmente superar las dificultades, de la *teoría de la selección natural*” (cursivas en el original).

<sup>216</sup> Si bien es cierto que Woodger, después de su tiempo en Cambridge con el Club de Biología Teórica, se interesó mucho por la lógica y tuvo contactos extendidos con positivistas y empiristas lógicos, él nunca abandonó sus perspectivas organicistas, como demuestran con trabajo de archivo y una lectura detallada de sus obras Nicholson & Gawne (2014).

se aplanan e insertan como un episodio más (en una larga cadena de logros científicos) de la historia del nacimiento de la biología molecular (véase Olby, 1974, capítulo 16). Tergiversaciones de las contribuciones de los autores organicistas o lecturas someras que de sus obras han hecho académicos influyentes en las últimas décadas, son algunas de las razones que explican por qué los filósofos e historiadores de la biología se han mostrado indiferentes, desdeñosos o desconocen por completo las obras y discusiones de los organicistas, pese a que, como mostré en el Capítulo V, se distribuían en diversas naciones del globo y su prestigio no era para nada marginal en ellas (consúltese también Nicholson & Gawne, 2015, en donde se exploran con mayor detalle las historiografías distorsionadas al respecto del organicismo).<sup>217</sup> Con esta tesis espero haber aportado un grano de arena para cambiar la percepción que tienen los historiadores y los filósofos de la biología acerca de las perspectivas organicistas, especialmente de cara a la coyuntura actual en el evolucionismo contemporáneo que, por mediación de la SEE y otros marcos conceptuales, enfatiza la importancia de los organismos y las inextricables interacciones de éstos con sus ambientes. Al mismo tiempo, explorar los posibles asideros históricos de la SEE en las primeras décadas del siglo XX me permitió mostrar que, en al menos su configuración ‘organicista’, “la filosofía de la biología existió en una variedad de formas antes de la cristalización profesional particular con la que estamos familiarizados hoy” (Bognon-Küss & Wolfe, 2018a, p. 1; véase también Bognon-Küss & Wolfe, 2018b).

Ahora pasemos a explorar brevemente qué pasó con los movimientos organicistas después de su apogeo en las primeras décadas del siglo XX (si aceptamos que las raíces teórico-conceptuales de la SEE están en el organicismo, esto, en cierto sentido, es también parte de la historia de largo aliento de la SEE que comencé a desenterrar en el capítulo V). En su libro sobre el organicismo, Donna Haraway (2004 [1976]) arguye que, en el caso del Club de Biología Teórica de Cambridge, la postura organicista se fue diluyendo porque no contó con el correcto apoyo institucional (y disciplinar) que lo mantuviera a flote:

---

<sup>217</sup> Nicholson & Gawne (2015) realizan un muy buen trabajo exponiendo cómo la historia y la filosofía de la biología han marginalizado injustamente al organicismo de sus agendas, y, al mismo tiempo, muestran por qué es legítimo considerar a los organicistas como filósofos de la biología *bona fide*, además de científicos practicantes.

Needham intentó construir un instituto en torno a los compromisos del nuevo paradigma, pero no pudo obtener el financiamiento necesario. A partir de 1934, mantuvo correspondencia con el Dr. Tisdale de la Fundación Rockefeller, que en ese entonces estaba interesado en fomentar la investigación en los límites de las disciplinas tradicionales. [...] Needham presentó un extenso memorando que describía un plan para un Instituto de Morfología Físico-Química que incorporaría embriología experimental, morfología descriptiva (luego eliminada de las proyecciones), cultivo de tejidos, embriología química y embriología teórica. Los científicos de Cambridge trabajarían en estrecha colaboración con los de los Laboratorios Strangeways, que durante mucho tiempo se habían dedicado a valiosas investigaciones embriológicas en Gran Bretaña. [...] Para 1938 la idea estaba muerta, pero para ese año el trabajo en el propio organizador había entrado en una crisis de la que no se recuperaría. Las razones son controvertidas y complejas, pero el éxito del instituto de Needham ciertamente habría alterado el curso de la investigación biológica en Inglaterra después de la década de 1930. En cambio, los factores se combinaron para romper la colaboración de los miembros de la comunidad del paradigma [organicista], y la Segunda Guerra Mundial finalmente selló el problema (Haraway, 2004, p. 134).

Como ha narrado Peterson (2016, p. 117), en abril de 1934 W.E. Tisdale de la Fundación Rockefeller se puso en contacto con Joseph Needham, atizado por lo que había escuchado al respecto de las investigaciones sobre el organizador de Spemann-Mangold, en espera de una promesa de investigación multidisciplinaria para atacar un “problema de frontera”. “Parecía como si la RF [Fundación Rockefeller, por sus siglas en inglés] estuviese dispuesta a financiar un laboratorio en el que la filosofía orgánica [*i.e.* organicista] pudiera finalmente instanciarse como ciencia concreta y dominante” (*idem*; texto entre corchetes añadido). La propuesta que Needham entregó a la Fundación Rockefeller en 1934 solicitaba financiamiento para siete secciones de investigación, con sendos dirigentes (familiarizados con las discusiones organicistas) para los cargos (Peterson, 2016, p. 118): (1) Embriología físico-química (aquí se incluía el trabajo sobre el organizador); (2) Embriología experimental o causal (la sección de *Entwicklungsmechanik*); (3) Embriología genética; (4) Explantación (*sic*) (“Explantation”, en inglés, en referencia a las tecnologías emergentes de cultivo de tejidos); (5) Embriología morfológica descriptiva, especialmente de animales invertebrados; (6) Embriología fisiológica; y (7) Embriología teórica.

Por ejemplo, Needham postuló a Waddington para liderar el área de embriología experimental, Joseph Henry Woodger encabezaría la sección de embriología teórica (con Nicolas Rashevsky como sustituto) y, como jefe de la división de embriología genética, Needham propuso al mismísimo Theodosius Dobzhansky (Peterson, 2016, p. 118), quien después se uniría al boyante grupo californiano de Thomas Hunt Morgan en los Estados Unidos, y años más tarde se convertiría en uno de los principales arquitectos de la Síntesis Moderna.

La segunda propuesta de Needham, entregada en febrero de 1935, solicitó sólo cinco departamentos: embriología química, morfología experimental, física de cristales de compuestos físicos, citología fisico-química y biología teórica. Dicha propuesta capturó el interés de Warren Weaver, director de la Fundación Rockefeller, quien viajó a Cambridge para reunirse con Needham un mes después y quedaron en muy buenos términos para fundar la institución donde, de concentrarse, se anclaría la visión organicista (Abir-Am, 1982, pp. 361-362).<sup>218</sup> Empero, en los siguientes días, la opinión de Weaver y Tisdale (que fungió como su acompañante) cambió de curso; debido a conversaciones con pares científicos de Needham en otras instituciones británicas al respecto de la “inmadurez” de la investigación acerca del organizador de Spemann-Mangold (Abir-Am, 1982, p. 363) y rumores sobre la militancia comunista de Needham y J.D. Bernal (que era más que cierta; véase Werskey, 1978, pp. 67-76 y capítulo 3), la Fundación Rockefeller decidió retirar su apoyo (Peterson, 2016, p. 119).

Tal como arguye Abir-Am (1982, p. 341), en la historia de la ciencia en siglo XX las decisiones en las políticas del financiamiento científico determinaron “el curso de las disciplinas nacientes” (o, al menos, fueron centrales en sus derroteros). Al tiempo que la Fundación Rockefeller le volvía la espalda a Needham, comenzaba a impulsar las investigaciones de lo que después se llamaría “biología molecular” (véase Kay, 1993). Las políticas de financiamiento de las ciencias biológicas en la posguerra favorecerían a las investigaciones en ámbitos reduccionistas como la biología molecular (véase de Chadarevian, 2002), y no a pesquisas holísticas como las que perseguían los organicistas. “La visión molecular de la vida”, como la bautizaría la historiadora Lily Kay (1993), se

---

<sup>218</sup> Las motivaciones de Weaver al mirar hacia Europa se exploran en Abir-Am (1982, pp. 248-253).

impuso a la ‘visión organicista de la vida’ (véase también Nicholson, 2014a). En ese tenor, ahonda Brooks (2019, p. 24):

Fue [...] la política del financiamiento de la investigación la que pareció condenar al organicismo: con la revolución molecular a la vuelta de la esquina, parecía simplemente el lugar y el momento equivocados para que el movimiento echara raíces (y la inhabilidad de los miembros individuales del TBC [Club de Biología Teórica por sus siglas en inglés] para adquirir posiciones académicas estables durante el período crítico de los treinta ciertamente no ayudó).

Peterson (2016, pp. 117-118) extrae otras ramificaciones de lo anterior (también vislumbradas por Abir-Am, 1982):

Al final, las negociaciones entre Needham y la Fundación Rockefeller no sólo fallarían en asegurar un hogar institucional para que los científicos persiguieran la filosofía orgánica en el laboratorio, sino que afilarían la cuña que, junto con otros factores, empujó a los miembros del TBC en direcciones diferentes. Eventualmente, la acrimonia llevaría a Waddington a alejarse de Cambridge, [<sup>219</sup>] a Needham lejos de la biología por completo, a Wrinch a los Estados Unidos y a Woodger hacia relaciones casi exclusivamente con filósofos que mostraban un menor interés en la biología, incluyendo a Karl Popper, Rudi Carnap, Alfred Tarski, W. V. O Quine y Frederick Ayer. El gran plan de Needham de una biología organicista multidisciplinaria, institucionalizada en Cambridge, nunca se cumpliría.

Como Needham le explicaría en una carta al embriólogo finlandés Sulo Toivonen varios años más tarde, los miembros del Club de Biología Teórica no abandonaron sus pesquisas experimentales porque su “entusiasmo murió”. “Nuestra investigación”, le escribió Needham, “*tenía que realizarse en los intersticios*” (Needham *apud* Peterson, 2016, p. 122; énfasis añadido). En un ejercicio de historia contrafáctica, Peterson arguye que, si los organicistas británicos hubiesen recibido el financiamiento de la Fundación Rockefeller o hubiesen sido adecuadamente compensados por la Universidad de Cambridge, la historia de la “tercera vía” pudo haber tenido otro desenlace (*idem*).

---

<sup>219</sup> Waddington sufrió una abrupta reducción de sueldo que propició malentendidos con Needham que, a la larga, lo llevaron a mudarse a la Universidad de Edimburgo, lejos de Cambridge (Peterson, 2016, pp. 120-121, 125). En el ínterin antes de llegar a Edimburgo, Waddington pasó una temporada en los Estados Unidos, primero en la estación marina de Woods Hole y después en el Instituto de Tecnología de California, trabajando mano a mano con Thomas Hunt Morgan, Theodosius Dobzhansky y el grupo de las moscas en investigaciones sobre genética de *Drosophila melanogaster*.

Woodger, como Waddington, también se iría de Cambridge: al obtener una posición en la reputada Escuela de Economía de la Universidad de Londres comenzó a interesarse por el logicismo de Alfred Tarski y cuestiones de axiomatización de las teorías biológicas (véase también Nicholson & Gawne, 2014); al mismo tiempo, intentaría revivir el Club de Biología Teórica (ahora con reuniones en Londres y en Oxford) con nuevos miembros como Francis Huxley, Karl Popper, Hans Motz, John Zachary Young, Peter Medawar y N. Avrion Mitchison, pero la empresa resultaría transitoria y mucho más heterogénea de lo esperado (Peterson, 2016, pp. 152-158). Dorothy Wrinch se iría a los Estados Unidos a trabajar como bióloga molecular y Joseph Needham, después de una visita de tres científicos chinos a su laboratorio que le haría fascinarse por el lenguaje y la cultura de ese país, se convertiría en uno de los sinólogos más famosos del siglo XX, publicando una obra monumental sobre la historia de la ciencia y la ‘civilización’ en China (Peterson, 2016, p. 124; para profundizar en cómo dialoga la obra histórica de Needham con la historiografía reciente de la ciencia, véase Hsia & Schäfer, 2019).<sup>220</sup>

El Club de Biología Teórica se desanbandaría y recibiría fuertes críticas por parte de gente como el inmunólogo Peter Medawar que, pese a que se formó con Woodger en Inglaterra, al adquirir posiciones de poder más tarde, no dudaría en criticar públicamente al organicismo como una forma anticuada, especulativa e inservible de hacer biología (Peterson, 2016, pp. 156-158). Aunado a lo anterior, Ernst Mayr se dedicaría a desprestigiar el trabajo de los organicistas al catalogarlo como “lamarckista” (y, en el caso del de Conrad Hal Waddington, incluso de “lysenkista”; véase Robinson, 2018, pp. 179, 184, 187, 190), inmerecida etiqueta de oprobio que, sin embargo, sirvió para desestimar el *corpus* organicista en la segunda mitad del siglo XX y justificar que los biólogos evolutivos no lo consultasen (véase Peterson, 2016, capítulo 11). En otro punto del globo, el escándalo alrededor de la supuesta falsificación de resultados de algunos experimentos de Paul Kammerer para probar la existencia de la herencia de los ‘guantes nupciales’ de los sapos parteros (*Alytes obstetricans*) como *caracteres adquiridos* también pondría la reputación del *Biologische Versuchsanstalt* (el ‘Vivario’), polo del

---

<sup>220</sup> Sobre los divergentes caminos de los miembros del Club de Biología Teórica, véase también Peterson (2016, capítulo 9).

organicismo de la ciudad de Viena, en juego (véase Coen, 2006; Logan & Brauckmann, 2015, pp. 222-223).

Los holistas alemanes, como los organicistas británicos, también planearon la fundación de un centro destinado a anclar las investigaciones de corte organicista: en 1942 Adolf Meyer-Abich y el físico de partículas Pascual Jordan fundaron la revista *Physis: Beiträge zur Naturwissenschaftlichen Synthese* en la que anunciaron la creación de un instituto de investigación para explorar temas organicistas desde múltiples disciplinas científicas (Beyler, 1996, pp. 268-269). Sin embargo, la idea no lograría germinar y la revista *Physis* no llegaría muy lejos (véase Dahn, 2019). El proyecto de Pascual Jordan de ‘disciplinar’ al holismo/organicismo (con institutos de investigación, revistas y comunidades especializadas) en lo que él llamaba una “biología cuántica” tampoco echaría raíces (véase Beyler, 1996). Por otro lado, el holismo alemán (particularmente la biología de totalidades) también quedaría desprestigiado después de los eventos de la Segunda Guerra Mundial: por su filiación con la ideología nazi, los biólogos de otras latitudes juzgarían esas teorizaciones como anatema y deliberadamente evitarían citar a autores organicistas como Adolf Meyer-Abich (véase Wise, 1994, p. 244), pese a que, como Harrington (1996) ha demostrado, el holismo no fue el marco analítico que preferentemente enarboló el nacional socialismo (las ideas organicistas de Meyer-Ayer, por ejemplo, nunca fueron bien vistas por el régimen, véase Dahn, 2019; Beyler, 1996, pp. 267-268; sobre la hostilidad de las autoridades alemanas a las ideas organicistas, véase Beyler, 1996, p. 250). Holismo y nazismo son dos elementos que se suelen considerar entreverados en la historiografía tradicional, aunque no haya habido una relación unívoca entre ambas (Harrington, 1995).

Otrosí, durante el ascenso nazi en Austria, los científicos organicistas afincados en el *Biologische Versuchsanstalt* fueron expulsados de su sitio de trabajo, les vedaron la entrada y algunos, como su director Hans Przibram, fueron transportados a campos de concentración (Taschwer, 2014; Müller, 2017d; véase un obituario de Przibram por D’Arcy W. Thompson en Thompson, 1945). Como reza el título de su texto sobre el desmantelamiento del *Biologische Versuchsanstalt*, el sociólogo e historiador Klaus Taschwer (2014) afirma que los científicos del Vivario fueron “expulsados, quemados, vendidos, olvidados y suprimidos”.

Después de la Segunda Guerra Mundial, ningún reducto organicista (de los estudiados en el Capítulo V, sección V. 3) quedaría bien parado. En el panorama de la posguerra, los movimientos organicistas abandonaron la palestra internacional para morar en el desdoro; la biología molecular y la biología evolucionista legada por la SM (que se volvería cada vez más genocéntrica) dominarían el paisaje de la segunda mitad del siglo XX:

La teoría de Darwin fue interpretada [por los arquitectos y seguidores de la SM, y ahora por los epígonos de la TEE] para significar que todos los seres vivos, incluido el hombre, han sido traídos a la existencia al colocar dos factores completamente independientes, por un lado, la aparición de mutaciones cuya naturaleza estaba totalmente desconectada de cualquier circunstancia ambiental, y, por otro, un proceso de tamizado en el que el medio ambiente simplemente seleccionó de entre los organismos que se le ofrecieron ya preparados [“ready-made”] [...]. Cualquier influencia adicional que pudiera tener el ambiente se degradó al estado de simple ‘ruido’ en el sistema de determinación genética (Waddington, 1957, pp. 188-189; texto entre corchetes añadido).

Aún queda mucha investigación por hacer al respecto de los derroteros del conocimiento organicista en el panorama, vejado y ultrajado, de la posguerra en los sitios que ya han comenzado a ser estudiados, como la Gran Bretaña, los Estados Unidos, Alemania y Austria (Capítulo V, subsecciones V. 3. 2 y V. 3. 3), pero también en otras geografías alejadas de los ‘centros’ hegemónicos de producción de conocimiento, por ejemplo, en los países latinoamericanos. La exploración de cómo los científicos latinoamericanos teorizaban la relación entre organismos y ambientes, o sobre cómo conceptualizaban al ‘organismo’ es un tema de mi interés. Esa es otra perspectiva de investigación futura que se columbra a partir de lo expuesto en este manuscrito de tesis.

Como fue revisado en el Capítulo IV, la SEE sufre de ataques discursivos que podrían hacer que este marco conceptual que enfatiza la centralidad del organismo como categoría ontoepistémica, la plasticidad de los sistemas en desarrollo, la agencia de los organismos modificando sus ambientes, una visión inclusiva de la herencia que acepta la contribución de factores extra-genéticos, entre otros elementos importantes de su estructura (véase Capítulo III), sea olvidado rápidamente por los biólogos evolutivos del siglo XXI. El organismo (y sus inextricables relaciones con el ambiente)

está, entonces, en riesgo de perderse de nuevo si la SEE no logra afianzarse como una alternativa teórica válida en el paisaje plural del evolucionismo contemporáneo. Por lo anterior, en la siguiente subsección discurriré sobre la posible persistencia de la SEE como una alternativa viable en el horizonte del evolucionismo contemporáneo; en esa breve disquisición, será importante el concepto de ‘*repertorio*’ (*sensu* Leonelli & Ankeny, 2015; Ankeny & Leonelli, 2016).

#### VI. 1. 1. ‘*Repertorios*’ y persistencia de la SEE en el evolucionismo

Recientemente, Rachel Ankeny y Sabina Leonelli (2016) propusieron un marco analítico para analizar el surgimiento, el desarrollo y la evolución de las colaboraciones científicas, que también les permite colegir qué razones contribuyen a explicar la persistencia de los proyectos colaborativos a lo largo del tiempo (véase también Leonelli & Ankeny, 2015). Estas filósofas de la biología están interesadas en rastrear las condiciones materiales, sociales y epistémicas que permiten que los individuos puedan reunirse para realizar proyectos y alcanzar objetivos comunes de manera relativamente robusta en el tiempo; además, una preocupación central para ellas es entender cómo estos proyectos pueden ser transferidos y aprendidos por otros grupos de científicos interesados. Para dar respuesta a la pregunta de cuáles son las condiciones que posibilitan las colaboraciones científicas duraderas, Ankeny & Leonelli introducen la noción de ‘*repertorio*’:

Nos referimos a estas condiciones, que incluyen maneras de esgrimir y alinear habilidades y comportamientos específicos con métodos apropiados, componentes epistémicos, materiales, recursos, participantes e infraestructuras, como *repertorios*; [...] la creación o adopción de uno o más repertorios tiene una fuerte influencia en la identidad, los límites, las prácticas y los resultados de los grupos de investigación (Ankeny & Leonelli, 2016, p. 19; cursivas en el original).

En aras de clarificar la noción de ‘*repertorio*’, las autoras prosiguen: “[Los repertorios son definidos] como los ensamblajes bien alineados de habilidades, comportamientos, y componentes materiales, sociales y epistémicos que los grupos pueden usar para practicar ciertos tipos de ciencia, y cuya ejecución afecta los métodos y resultados de la investigación, incluyendo cómo los grupos practican y administran la

investigación y entrenan a los recién llegados” (*Ibidem*, p. 20). En esa visión, los repertorios no son simplemente listas de elementos diversos que deben estar en su sitio para alcanzar una meta epistémica dada; también incluyen el conocimiento (tácito y/o explícito) de “cómo alinear dichos inventarios de elementos para que puedan ser utilizados efectivamente para adquirir los recursos, capacidades y *expertise* necesaria para realizar una investigación” (*Idem*). Dos temas centrales para Ankeny y Leonelli (2016) son la resiliencia y la transferibilidad de los repertorios a las comunidades multidisciplinares que emprenden colaboraciones; ellas arguyen que una forma común y efectiva de formar, estabilizar y mantener una comunidad científica es a través del desarrollo o la adopción de un repertorio.<sup>221</sup>

En el caso analizado aquí, para estabilizar las comunidades de investigación interesadas en la SEE, se necesita del desarrollo de un repertorio sólido y transferible (o varios repertorios), en el sentido discutido por Ankeny y Leonelli. Eso fomentaría y mantendría la colaboración multidisciplinaria a lo largo del tiempo y permitiría que la SEE, *qua* movimiento de renovación en el evolucionismo, no se disipara o perdiera ímpetu en la biología evolutiva. El financiamiento del proyecto de la Fundación John Templeton otorgado a los defensores de la SEE (véase Capítulo IV) terminó en mayo de 2019 y, dada la coyuntura actual, la SEE podría afianzarse o perderse en la palestra de la disciplina. En conversación personal con Tobias Uller durante el congreso internacional ‘*Evolution Evolving: Process, Mechanism and Theory*’ (1-4 de abril, 2019), llegó a mi conocimiento que el grupo encabezado por Kevin Laland y Uller no tiene un plan definido sobre cómo proceder en el futuro con la SEE; de hecho predomina la opción de desbandar el grupo, abandonar el rótulo de ‘SEE’ y dejar que cada uno persiga investigaciones empíricas y conceptuales por su cuenta (por la fuerte reacción en contra que han recibido y que, en cierto sentido, ha minado su estado de ánimo). Dado lo anterior, para garantizar la supervivencia y la persistencia de la SEE, hace falta la instauración de un repertorio. Así como las perspectivas centradas en el organismo de las primeras décadas del siglo XX terminaron marginalizadas porque no encontraron asideros institucionales o no pudieron

---

<sup>221</sup> Es importante señalar que las autoras conceden que una comunidad también puede adoptar diversos repertorios simultáneamente, siguiendo distintos propósitos.

transformarse en prácticas estables que se reprodujeran a lo largo del tiempo, la SEE corre el riesgo de ser un marco conceptual pasajero en el evolucionismo del siglo XXI, por lo que podría optar por instituirse como un ‘repertorio’ que vincule investigadores mediante ensamblajes bien alineados de habilidades, comportamientos, y componentes materiales, sociales y epistémicos que guíen las pesquisas científicas en el futuro. De lo contrario, el ‘organismo’, de vuelta en la ontología de la biología evolutiva, puede perderse una vez más.

## ***VI. 2. Recapitulación de conclusiones de esta investigación e implicaciones ético-políticas de la SEE***

A lo largo de estas páginas mostré que la biología evolutiva contemporánea conforma un paisaje plural que engloba múltiples marcos conceptuales co-existentes y voces vehementes que disienten sobre la naturaleza, el alcance explicativo y la completitud de las ontologías de las teorías evolucionistas (Capítulo I). Y que, dentro de este paisaje plural, se está desarrollando una ríspida controversia alrededor de lo que ha venido a nombrarse como ‘Síntesis Evolutiva Extendida’ (Capítulos II-IV). En esta tesis me concentré en analizar el debate en torno a la SEE desde diversas perspectivas metacientíficas; particularmente, desbrocé algunas dimensiones filosóficas, históricas y sociológicas entreveradas en este debate. Considero que las dimensiones históricas, filosóficas y sociológicas de la ciencia están “inextricablemente ligadas” (Smocovitis, 1996, p. 49), pero que es posible separarlas con fines analíticos y heurísticos. Dado que esta es una primera aproximación al debate en torno a la SEE, la tarea de realizar un análisis integrativo más completo, sin distinciones porosas, queda pendiente para futuros trabajos.

En el capítulo II reconstruí de forma preliminar la historia reciente de la SEE, siguiendo el tránsito de este ensamblaje teórico-social, primero como ‘etiqueta teórica’ en los textos de Massimo Pigliucci y Gerd B. Müller, y, posteriormente, como un incipiente movimiento de renovación en el evolucionismo que enarbola explícitamente ese nombre. Específicamente (sección II. 1), mostré que, a lo largo de la obra de Massimo Pigliucci (previa a la publicación del famoso artículo en la revista *Evolution* en 2007), es posible encontrar múltiples instancias de llamados a ‘extender’ la SM, guiadas por un

ideal epistémico subyacente: la búsqueda de síntesis de conocimiento biológico. Por otra parte, en la obra de Gerd Müller también permea el lenguaje de las “síntesis”; particularmente, Müller persigue una “síntesis” entre evolución y desarrollo, que, según argumenta, es necesaria para intentar explicar el surgimiento y las transformaciones de la forma orgánica durante la ontogenia (sección II. 2). Narré los pormenores de un evento importante en la historia reciente de la SEE, el taller Altenberg en Biología Teórica organizado en el KLI a través de los esfuerzos concertados de Pigliucci y Müller, y la polémica que se suscitó alrededor de éste por mediación de la periodista independiente Suzan Mazur (sección II. 3). Fue a partir de esta polémica que la SEE comenzó a cobrar notoriedad en diversos foros de la biología evolutiva (con opiniones a favor y diatribas en contra). En los siguientes años, comenzaron algunos debates conceptuales y filosóficos enfocados a entender los contornos de la SEE (como el rol de la herencia extra-genética o el papel que Evo-Devo debe jugar en la configuración de una síntesis extendida; sección II. 4).

Después de tocar los antecedentes y algunos eventos importantes en la historia reciente de la SEE, mi análisis viró hacia algunas dimensiones filosóficas involucradas en el debate. En el capítulo III mostré que, para los defensores de la SEE, la perspectiva estrecha y genocéntrica de la TEE no es capaz de capturar “[...] toda la gama de procesos que dirigen la evolución” (Laland et al., 2014, p. 162). Además de considerar ciertos elementos de la TEE, la SEE busca incorporar a su andamiaje teórico-conceptual elementos del estudio de la plasticidad fenotípica, la biología evolutiva del desarrollo, la teoría de construcción de nicho, y una visión de herencia inclusiva en donde no sólo se acepte la transmisión transgeneracional de material genético (sección III. 1. 1). La SEE enfatiza el rol detentado por los procesos constructivos en el desarrollo y la evolución, una concepción inclusiva de herencia transgeneracional que engloba varias formas de variación no genética, la existencia de tasas variables de cambio evolutivo, representaciones recíprocas de la causalidad, y se posiciona como una perspectiva centrada en el *organismo* (Laland et al., 2015). Este énfasis en procesos evolutivos no contemplados en la SM es uno de los puntos de disenso más significativos con la TEE. Para ésta, fenómenos como la plasticidad fenotípica, la construcción de nicho y los

sesgos ontogenéticos son *resultados* importantes de la evolución biológica, pero no son *causas* evolutivas en sí mismos (Wray et al., 2014). Por lo anterior, la SEE denuncia una *ontología incompleta de procesos evolutivos* en la TEE y propone una extensión en el plano ontológico (Fábregas-Tejeda & Vergara-Silva, 2018b).

Otras desavenencias importantes se relacionan con cómo se concibe la *causalidad* en la evolución y, por tanto, qué clase de procesos pueden ser admitidos como causas evolutivas por los biólogos (sección III. 1. 2). Los defensores de la SEE abogan por una visión de *causalidad recíproca*, en la que los procesos del desarrollo co-construyen con la selección natural la complementariedad entre el organismo y su ambiente, y afectan la dirección y las tasas de la evolución (Laland *et al.*, 2011; 2015). El sentido de la causalidad recíproca en la SEE no sólo debe pensarse en términos de la co-determinación causal en el binomio ‘organismo en desarrollo-ambiente’, también se admite la reciprocidad entre mecanismos de causalidad ascendente y descendente. Para los defensores de la SEE, la variación, la herencia y la selección no deben ser entendidos como procesos *causalmente autónomos*, pues están irremisiblemente interrelacionados durante las ontogénias de los organismos y diversos procesos del desarrollo (como la plasticidad fenotípica o la construcción de nicho) pueden dirigir o facilitar el cambio evolutivo (Uller & Helanterä, 2019). Un concepto central para la SEE, propinquo a la visión de causalidad recíproca, es el de ‘desarrollo constructivo’, según el cual los organismos se auto-construyen durante su ontogenia, respondiendo, integrando y moldeando las señales del ambiente, y no simplemente se desenvuelven de acuerdo con unas rígidas instrucciones codificadas en el genoma. La causalidad recíproca, entonces, tiene dos connotaciones: la primera es entender al desarrollo como un proceso constructivo, no programado, que está co-determinado en diversos niveles de organización por recursos genéticos, epigenéticos, ambientales, culturales, etcétera (mecanismos de causalidad ascendente y descendente). El desarrollo de un organismo es el resultado de un complejo entramado causal de recursos interdependientes. El segundo sentido en el que se entiende a la causalidad recíproca es que el organismo afecta causalmente a las propiedades del ambiente, a través de sus actividades de construcción de nicho, y el ambiente, a su vez, tiene injerencia sobre los organismos (mediante la acción de la selección natural o la inducción de fenotipos plásticos). Hay,

pues, una inextricable co-determinación causal entre organismo y ambiente en la SEE. Yo interpreto el artículo de Laland et al. (2015), en su defensa de la visión de causalidad recíproca apuntalada por la noción de desarrollo constructivo, como una denuncia de la artificialidad de la distinción entre factores causales “internos” y “externos” en el desarrollo (ambos co-participando de formas imbricadas en el nicho ontogenético), y como una negación de la utilidad de mantener la dicotomía ‘internalismo-externalismo’ para explicar la evolución orgánica (subsección III. 1. 3).

En la sección III. 2 cuestioné si los modelos canónicos de cambio teórico de la filosofía de la ciencia son adecuados para aprehender el surgimiento de la SEE y argumenté que ni la perspectiva kuhniana (sostenida por Pigliucci) ni la perspectiva lakatosiana (amparada por Pievani y Laland) son buenos puntos de partida en este debate. En la sección III. 3 avancé una propuesta original para conceptualizar la naturaleza del cambio en curso que está trayendo la SEE a la biología evolutiva. Considero que la SEE no es capturada por una única teoría científica o siquiera se asemeja a una nueva estructura explicativa compacta que posea un núcleo unificado. Como otro punto central de este análisis filosófico, invito a pensar que quizá la maduración de la estructura de la SEE no se caracterizará por un nuevo conjunto armonioso de teorías perfectamente consistentes; en su lugar, puede proponerse la imagen de una inmensa red de modelos y representaciones entretejidas que, instanciadas en diversas prácticas, se conecten y relacionen de múltiples formas. La SEE podría articularse alrededor de una red paraconsistente de modelos, teorías evolutivas, prácticas científicas y sistemas de representación, con nodos y aristas que cambien de posición y centralidad como consecuencia de la construcción y estabilización de hechos y las discusiones en torno a las *metas epistémicas* (*sensu* Brigandt, 2010) de la biología evolutiva.

En la sección III. 4 argumenté que la SEE no se está constituyendo a partir de la integración de disciplinas; por el contrario, la SEE está *indisciplinada* y abierta a variar en su composición epistémica en los próximos años (mediante cambios en la identidad de los nodos y/o en su topología), de acuerdo con las discusiones que graviten alrededor de sus metas epistémicas. En el caso de la integración explicativa que se está suscitando en el seno de la SEE, diversas unidades epistémicas (como modelos y prácticas)

provenientes de Evo-Devo, de la TCN, de la teoría de sistemas en desarrollo, del estudio de la herencia inclusiva y de la plasticidad fenotípica, e incluso de la genética de poblaciones, están articulándose alrededor de ciertas metas epistémicas compartidas para configurar los contornos de este marco conceptual. Al mismo tiempo, no hay una síntesis completa de todos los elementos de cada uno de los pilares de la SEE: sólo ciertos elementos de cada uno están siendo movilizados para delinear el marco conceptual defendido por Laland y colaboradores. Lo anterior se hizo patente al analizar qué unidades epistémicas de Evo-Devo están siendo movilizadas para constituir la SEE (subsección III. 4. 1). Otras discusiones filosóficas sobre la SEE pueden encontrarse en la sección de anexos de esta tesis (véase Fábregas-Tejeda, 2019).

Las siguientes dimensiones del debate que abordé fueron las sociológicas. En el capítulo IV reconstruí los disensos y las desavenencias que subyacen en el debate entre la SEE y la TEE, y realicé algunos apuntes sociológicos preliminares sobre la disputa (sección IV. 2). Posteriormente, me aboqué a mostrar qué tipo de estrategias discursivas, como el despliegue de injusticias epistémicas, emplean los defensores de la TEE para desprestigiar a los proponentes de la SEE como ‘pares epistémicos’ (sección IV. 3). Se señaló que, además de estas estrategias discursivas, otros elementos extracientíficos que podrían dirimir o cerrar el debate son las discusiones acerca de las fuentes de financiamiento y las pérdidas de credibilidad científica (sección IV. 4). Argumenté a favor de usar las nociones del sociólogo francés Pierre Bourdieu para caracterizar el debate entre la SEE y la TEE en términos de un ‘campo científico’ de fuerzas asimétricas encontradas que luchan por el capital científico-simbólico de la biología evolutiva (sección IV. 5). Finalmente, argüí que las revistas científicas constituyen un actor adicional (hasta ahora invisibilizado) en el debate, pues han fomentado y construido la imagen de que ambas posturas están en pugna y una debe reemplazar a la otra (sección IV. 6). Más allá de las contribuciones de esta de tesis, hacen falta análisis sociológicos y etnográficos más detallados para entender las dinámicas y consecuencias de este importante debate en el seno del evolucionismo contemporáneo.

Con el capítulo V regresaron a foco las dimensiones históricas de la SEE. En esta tesis sostuve que, a lo largo del siglo XX, la pluralidad de perspectivas evolucionistas fue la norma, y no una excepción que irrumpió a últimas fechas. En el capítulo I sugerí que, al menos, tres subproyectos deben emprenderse para contextualizar adecuadamente la historia, de corto y largo aliento, de la SEE: (1) narrar el establecimiento del movimiento reciente de renovación en el evolucionismo que se autoadscribe el nombre de ‘Síntesis Evolutiva Extendida’; (2) contrastar o relacionar a la SEE con otras tentativas de ‘extensión’ de la SM (discursivamente sostenidas como tales) que se suscitaron en la segunda mitad del siglo XX; y (3) rastrear las raíces más profundas de las ideas de las que posiblemente abreva la SEE, al respecto de la plasticidad del desarrollo, la interrelación entre organismos y ambientes, el pensamiento de reciprocidad causal y la centralidad del organismo como unidad ontoepistémica central, entre otros temas de capital importancia para repensar el evolucionismo.

Mi justificación para emprender el subproyecto (2) fue que un recuento histórico que aspire a aportar claves sobre el surgimiento de la SEE deberá revisar la historia de otras tentativas de ‘extensión’ de la SM, con el propósito de saber cómo se diferencia de éstas, si están conectadas (por ejemplo, abrevando de fuentes comunes), si existen algunas hebras de continuidad histórica entre ellas o son completamente independientes. Abonando en esa dirección, en el capítulo V escribí algunas notas preliminares sobre la historia de algunas tentativas de extensión de la SM, que tuvieron lugar a partir de la década de los ochenta del siglo pasado, como los debates sobre los constreñimientos ontogenéticos o la incorporación de elementos de las ciencias físicas para renovar el evolucionismo (sección V. 2). De todas las tentativas de *extensión* de la SM (previas a la SEE), me centré con especial ahínco en la Teoría Jerárquica de la Evolución del paleontólogo estadounidense Niles Eldredge (sección V. 2. 1), publicada íntegramente por primera vez en su libro de 1985 “*Unfinished Synthesis: Biological Hierarchies and Modern Evolutionary Thought*”. Una conclusión interesante es que la TJE y la SEE buscan una extensión de la SM en dos direcciones ontológicas distintas: la primera provee una *ontología extendida de entidades evolutivas*, mientras que la segunda propone una *ontología extendida de procesos evolutivos* centrados en los devenires de la ontogenia de los organismos (Fábregas-Tejeda & Vergara-Silva, 2018b). En la SEE, el

desarrollo constructivo (especialmente cuando es visto bajo el lente del nicho ontogenético) y la noción de causalidad recíproca (entre organismo y ambiente, por una parte, y de forma transversal entre diversos niveles de organización) parecen conceder una *ontología procesual* (véase también capítulo III, subsecciones III. 1. 2 y III. 1. 3). En la sección V 2. 2. tracé algunos puentes en las historias de la TJE y la SEE.

Como también argumenté en el capítulo V, a pesar de la importancia contrastar históricamente a la SEE con otros esfuerzos de extensión de la visión hegemónica de la biología evolutiva, centrar todas las discusiones en la SM (o en sus oposiciones) podría desembocar en lo que el filósofo de la ciencia Sergio Martínez (1990) ha llamado, inspirado en la obra de Carlo Ginzburg, “historias monofónicas”. El énfasis en la SM invisibiliza las fuentes profundas de las que abrevan las ideas de la SEE, como el acento en la inextricable relación entre organismo y ambiente (y la reciprocidad causal entre éstos), las críticas al genocentrismo y al reduccionismo molecular, o el reconocimiento de la importancia de la plasticidad y robustez de los organismos en desarrollo. Discusiones en torno a esos temas (y muchos otros más) se suscitaron en las primeras décadas del siglo XX en diversos rincones del globo, enmarcadas bajo distintas *perspectivas centradas en el organismo*. En la segunda parte de ese capítulo (sección V. 3) intenté hilvanar una *narrativa histórica polifónica* relacionando a la SEE con las posturas organicistas de principios del siglo XX, pues muchas de las ideas amparadas por ésta resuenan con las perspectivas centradas en el organismo del pasado.

En la sección V. 3 mostré que existen múltiples similitudes entre los postulados teóricos de los organicistas de las primeras décadas del siglo XX y aquellos amparados por la SEE, casi cien años después. Entre estas similitudes, destaca el enfatizar la responsividad de los sistemas en desarrollo a los estímulos ambientales, el admitir la agencia orgánica y sus consecuencias perdurables en los ambientes, el subrayar la reciprocidad causal trenzada entre organismo y ambiente (también en términos de causalidad ascendente y descendente entre diversos niveles de organización, *i.e.* entre partes y todo), el problematizar la distinción entre factores ‘externos’ e ‘internos’, y aseverar que se trata de ‘perspectivas centradas en el organismo’ (como ocurre en Laland et al., 2015). En suma, existen muchas similitudes entre el (emergente) *corpus* teórico de la SEE y las ideas sostenidas en el seno de las perspectivas organicistas de principios del

siglo XX. La hipótesis historiográfica que me gustaría proponer, para ser robustecida o refutada en trabajos posteriores, es, entonces, que dicho *corpus* de la SEE es, realidad, pre-Síntesis Moderna y no post-SM. Autores como Pigliucci, Müller, Laland, Uller y colegas podrían estar re-instanciando las ideas organicistas en el paisaje plural del evolucionismo contemporáneo, pero sin cobrar plena conciencia de ello. Reconozco, por supuesto, que hace falta mucho trabajo histórico (que recurra a múltiples archivos y enarbore concienzudamente una perspectiva transnacional) para demostrar las continuidades y/o discontinuidades entre las perspectivas organicistas y la SEE. Además de las pocas hebras que he podido exhumar con las fuentes primarias a mi disposición (como el vínculo entre el Club de Biología Teórica y la TCN en la subsección V. 3. 1, o la tesis de la reciprocidad entre organismo y ambiente, subsección V. 3. 3), se requieren más estudios históricos detallados que arrosten las debilidades de mi aproximación. Brooks (2019, pp. 24-25), por ejemplo, sugiere que el organicismo tuvo una considerable influencia en la ecología y en la biología evolutiva del desarrollo, pero que hace falta emprender históricos detallados en los próximos años. Es necesario mostrar cuáles fueron los “itinerarios del conocimiento” organicista desde el período entreguerras hasta las postrimerías del siglo XX (trazando vínculos con las discusiones que reconstruí en el Capítulo II), en donde se enheben las dimensiones locales y globales de las actividades científicas situadas socioculturalmente.

A pesar de la importancia de reconstruir la(s) historia(s) de los devenires de los organicismos (algo que traté brevemente en la sección VI. 1), no hay que perder de vista que, dado que la SEE se ha planteado en los últimos años como un movimiento de renovación del evolucionismo que busca *extender* la SM/TEE (Capítulos II-IV), resulta igualmente importante situar a este marco conceptual en la historia de las múltiples tentativas de ‘extensión’ de la Síntesis Moderna que se propusieron en la segunda mitad del siglo XX, con mayor intensidad en la década de los ochenta (como reconstruí escuetamente en la sección V. 2). Estas reflexiones históricas e historiográficas sólo constituyen un primer paso para construir una *narrativa polifónica* que problematice las profundas raíces de la SEE en distintos episodios de la historia de la biología.<sup>222</sup>

---

<sup>222</sup> Salvedad: hay muchos temas históricos y problemas que quedaron fuera del alcance de esta tesis, pero que podrían ser tomados en cuenta en futuras investigaciones para enriquecer la historiografía de la SEE. Ochoa & Barahona (2018, pp. 85-86), por dar un ejemplo, postulan similitudes (y putativa continuidad)

Por último, resultaría importante, para garantizar la supervivencia y la persistencia de la SEE, que ésta se constituya como un ‘repertorio’ (*sensu* Ankeny & Leonelli, 2016). Así como las perspectivas centradas en el organismo de las primeras décadas del siglo XX terminaron marginalizadas porque no encontraron puertos institucionales o no pudieron transformarse en prácticas estables que se reprodujeran a lo largo del tiempo, la SEE corre el riesgo de ser un marco conceptual transitorio en el paisaje plural del evolucionismo del siglo XXI, por lo que necesita instituirse como un ‘repertorio’ que vincule investigadores mediante ensamblajes bien alineados de habilidades, comportamientos, y componentes materiales, sociales y epistémicos que guíen las pesquisas científicas para el futuro. Si la SEE no consigue un anclaje robusto como repertorio de investigación y de colaboración multidisciplinaria, el ‘organismo’, por el que ha abogado por reconstituir en la ontología de la biología evolutiva, puede perderse una vez más.

No me gustaría dar por concluida esta tesis sin antes poner sobre la mesa, aunque sea de forma escueta, algunos atisbos de temas ético-políticos que se vislumbran con la SEE. Como historiadores y filósofos de las ciencias, solemos soslayar las dimensiones políticas de los marcos conceptuales dentro del evolucionismo. Por entresacar un ejemplo que atañe a la SM, recordemos el debate que se gestó dentro de la genética de poblaciones entre la ‘escuela clásica’, defendida por autores como Hermann Muller, y la ‘escuela balanceadora’, cuyo adalid más importante era Theodosius Dobzhansky, sobre la cantidad de variación existente en las poblaciones naturales, que se relacionaba directamente con las discusiones sobre los efectos de la radiación atómica y sobre la noción de ‘carga genética’ (“genetic load”, en inglés), que tenían desembocaduras sobre qué tipo de políticas eugenésicas deberían instaurarse en las sociedades humanas (véase Suárez-Díaz, 2017, pp. 110- 116; véase también Beatty, 1987; Jackson & Depew, 2017, pp. 107, 120-125). Por otra parte, en esas mismas décadas se trenzó una “alianza” entre antropólogos de inspiración boasiana (como Ashley Montagu y Sherwood Washburn) y genetistas evolutivos alineados con los presupuestos de la SM, destacadamente

---

entre posturas neolamarckistas de principios del siglo XX (específicamente aquellas que propugnan por la cinetogénesis como mecanismo de herencia de caracteres adquiridos) y la acomodación fenotípica (*sensu* West-Eberhard, 2003). Lo mismo con los sesgos ontogenéticos (como se defienden dentro de Evo-Devo y la SEE) y las teorías ortogenéticas del eclipse del darwinismo.

Theodosius Dobzhansky,<sup>223</sup> Leslie C. Dunn y Julian Huxley (este último como primer director de la UNESCO), que se valieron del enfoque genético-poblacional de la teoría sintética para combatir el racismo institucional en los Estados Unidos de América, por ejemplo, oponiéndose a (y derrocando) algunas leyes que proscribían las ‘mezclas raciales’ en escuelas y en uniones matrimoniales (véase Jackson & Depew, 2017, capítulos 1 y 4–6). Ahondando en estos cruces entre evolucionismo y política, tengamos en cuenta, como ha narrado el sociólogo e historiador Maurizio Meloni (2016) en *“Political Biology: Science and Social Values in Human Heredity from Eugenics to Epigenetics”*, que la historia de las discusiones sobre herencia y evolución en el siglo XX solían estar inescapablemente entreveradas y configuradas por múltiples aspectos políticos y biopolíticos. Como Meloni argumenta en su libro, tanto mendelianos como lamarckistas, se situaban en todas las posturas de un cuadrante político heterogéneo que solemos invisibilizar, obviar o desconocer en nuestras interrogaciones filosóficas (véase Meloni, 2016, capítulo 4). Debemos siempre reflexionar sobre el entramado, profundamente atricherado, entre política y ciencia cuando revisamos la historia del estudio de la evolución, la herencia y las diferencias humanas (véase Nieves-Delgado, 2018; véase también Vergara-Silva, 2013). Una de las lecciones de Meloni (2016) es que la historia del evolucionismo no debería escribirse de forma escindida de la historia de las ciencias sociales y de las contestaciones y sinergias socio-políticas entre ambas constelaciones disciplinares. Lo anterior se hace patente en el caso de la SM: “Sólo recientemente ellos [*i.e.* historiadores como V.B. Smocovitis] han mapeado el grado de inter-animación [“inter-animation”] entre la Síntesis Moderna y la antropología [...]. Sólo recientemente han aparecido estudios detallados sobre los aportes de Dobzhansky en la *Declaración sobre la Raza* de las Naciones Unidas” (Jackson & Depew, 2017, p. 14), entre otros ejemplos que podrían citarse. En ese tenor, “la antropología y la biología han estado unidas por la cadera [“joined at the hip”] desde el comienzo y [...] sus interacciones han estado siempre en sintonía con debates sobre política pública y luchas ideológicas” (*Ibidem*, p. 15; véase también Vergara-Silva, 2016).

---

<sup>223</sup> Para una exploración histórica detallada de las interacciones de Dobzhansky con antropólogos norteamericanos, en donde también se abordan sus posturas eugenistas que contravenían las ortodoxias de la época o cómo él conceptualizaba a las ‘razas’ o a la ‘cultura’ (en vena kroeberiana) como un factor ‘liberador’ para las sociedades democráticas, véase Jackson & Depew (2017, capítulo 4).

La SEE tampoco está libre de dimensiones ético-políticas, y no deberían pasar desapercibidas en nuestra comunidad de estudiosos sobre las ciencias. Los cruces entre la antropología y la SEE (véase Fuentes, 2015; 2016; Vergara-Silva, 2016) deberían explorarse más a fondo en estudios metacientíficos ulteriores. Además, como argumenta Robinson (2018, p. 10): “[...] los relatos científicos emergentes sobre nuestra biología afectan los supuestos subyacentes, a menudo implícitos, y generalmente no cuestionados, de la política en su conjunto, más allá de la política pública. Asimismo, “[...] debido a que la comprensión predominante de la biología describe nuestras relaciones entre nosotros y con nuestros entornos, es un elemento necesario de los valores y la ética que se defienden o se disputan como política. Como tal, si la biología o la política cambian, entonces también debe cambiar la otra” (*Ibidem*, p. 11). Robinson (2018) argumenta que la genética ha sido tomada como la ciencia de partida para construir o refrendar la política de las sociedades occidentales:

[...] no es coincidencia que, así como los genes se describen como agentes atomizados aislados de sus entornos, también el yo individual [“individual self”] en el liberalismo moderno, como el portador de estos genes, es similarmente descrito como un agente atomizado y autónomo aislado fundamentalmente de sus entornos. Este concepto de las personas como individuos autónomos fundamentalmente aislados de sus entornos a su vez recomienda políticas públicas y directrices políticas que reflejan este aislamiento fundamental (Robinson, 2018, p. 24).

La introducción de la SEE, en cambio, podría producir “nuevas formas de entender nuestras relaciones biológicas entre nosotros y con nuestros entornos” (*Ibidem*, p. 17), con potenciales consecuencias en la confección de políticas públicas (véase una exploración de cómo las políticas podrían cambiar si se toma en serio a la epigenética en Robinson, 2018). Hay muchas implicaciones ético-políticas que se desprenden de la SEE, particularmente aquellas que atañen a la ‘agencia organísmica’ y a la reciprocidad causal de los procesos hereditarios genéticos y extra- o supra-genéticos, junto a los cuales el ‘ambiente’ se redefine como un componente relacional que presumiblemente disuelve las fronteras ontológicas y epistémicas convencionales. Existen, además, entrecruzamientos con temas de la filosofía ambiental (en coyunturas como el cambio climático que está afectando a innumerables especies en el globo, que poseen ontogénias plásticas que responden a los nuevos estímulos del entorno) que

serían interesantes de explorar en futuros trabajos. Por otra parte, la pretendida plasticidad de los sistemas biológicos resulta una espada de doble filo porque, como ocurrió en las discusiones sobre la herencia en la primera mitad del siglo XX (véase Meloni, 2016), permite interpretaciones desde trincheras ‘degeneracionistas’, señalando los efectos intergeneracionales perniciosos y duraderos del ambiente, y desde discursos ‘regeneracionistas’ que encumbran utopías sobre lo que es posible alcanzar con ambientes enriquecidos. Recientemente, se han publicado artículos científicos que discuten si las cicatrices sociales del pasado dejan una impronta en la biología del presente (véase un análisis en Meloni, 2017). Además, existe el peligro del surgimiento de visiones racialistas que vindiquen la noción de ‘raza’ (o la patologización ‘racial’), no afincándola en un componente intrínsecamente ‘biológico’ o corporal (como lo hacen los genomicistas contemporáneos; véase, por ejemplo, López-Beltrán & García-Deister, 2013; López-Beltrán, 2018), sino en los entornos (bio-)sociales que influyen en los cuerpos y se perpetúan intergeneracionalmente en éstos (véase una lectura crítica en Baedke & Nieves-Delgado, 2019).

Hay, pues, una miríada de implicaciones ético-políticas, entreveradas en los confines de la SEE, sobre las que habría que reflexionar concienzudamente y encarar en los próximos años. El debate en torno a la Síntesis Evolutiva Extendida tiene más dimensiones por explorar.

# FUENTES CONSULTADAS

## BIBLIOGRAFÍA GENERAL

- Abir-Am, P. (1982). The Discourse of Physical Power and Biological Knowledge in the 1930s: A Reappraisal of the Rockefeller Foundation's Policy in Molecular Biology. *Soc Stud Sci*, 12(3), 341–382.
- Abir-Am, P. (1987). The Biotheoretical Gathering, Trans-disciplinary Authority and the Incipient Legitimation of Molecular Biology in the 1930s: New Perspective on the Historical Sociology of Science. *Hist Sci*, 25, 1–70.
- Abir-Am, P. G. (1991). The Philosophical Background of Joseph Needham's Work on Chemical Embryology. En S. F. Gilbert (Ed.), *A Conceptual History of Modern Embryology* (pp. 159–180). Nueva York, EUA: Plenum.
- Abouheif, E., & Sears, K. (2015). It's time to get together: announcing the new society for evolutionary developmental biology in the Americas. *Evol Dev*, 17, 1 doi:10.1111/ede.12114.
- Adler, J., & Carey, J. (1982, marzo 29). Enigmas of Evolution. *Newsweek*, 44–49.
- Agar, W. E. (1936). Whitehead's Philosophy of Organism: An Introduction for Biologists. *Q Rev Biol*, 11(1), 16–34.
- Alberch, P. (1980). Ontogenesis and morphological diversification. *Am Zool*, 20, 653–667.
- Alberch, P. (1982). Developmental Constraints in Evolutionary Processes. En J.T. Bonner (Ed.), *Evolution and Development* (Dahlem Workshop Reports 1981) (pp. 313–332). Berlín, Alemania: Springer-Verlag.
- Alberch, P. (1985). Developmental Constraints: Why St. Bernards Often Have an Extra Digit and Poodles Never Do. *Am Nat*, 1(3), 430–433.
- Alberch, P. (1991). From genes to phenotype: dynamical systems and evolvability. *Genetica*, 84(1), 5–11.
- Allen, T.F.H., & Starr, T.B. (1982). *Hierarchy: Perspectives for Ecological Complexity*. Chicago, EUA: University of Chicago Press.
- Allen, G. E. (2005). Mechanism, vitalism and organicism in late nineteenth and twentieth-century biology: the importance of historical context. *Stud Hist Philos Biol Biomed Sci*, 36(2), 261–283.
- Amidon, K. S. (2008). Adolf Meyer-Abich, holism, and the negotiation of theoretical biology. *Biol Theory*, 3(4), 357–370.
- Amundson, R. (1994). Two concepts on constraint: Adaptationism and the challenge from developmental biology. *Philos Sci*, 61, 556–578.
- Amundson, R. (2001). Adaptation and Development: On the Lack of Common Ground. En S. Orzack, & E. Sober (Eds.), *Adaptationism and Optimality* (pp. 303–334). Cambridge: Cambridge University Press.
- Amundson, R. (2005). *The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought*. Cambridge, EUA: Cambridge University Press.
- Amundson, R. (2014). Charles Darwin's reputation: how it changed during the twentieth-century and how it may change again. *Endeavour*, 38(3-4), 257–267.
- Andrade, E. (2009). *La ontogenia del pensamiento evolutivo*. Bogotá, Colombia: Universidad Nacional de Colombia.
- Andrade, E. (2015). Contexto, estado actual y replanteo del debate “internalismo vs externalismo” en las teorías de la evolución biológica. *Rev Colomb Filas Cienc*, 15(30), 39–79.
- Ankeny, R., & Leonelli, S. (2016). Repertoires: A post-Kuhnian perspective on scientific change and collaborative research. *Stud Hist Philos Sci*, 60, 18–28.
- Antonovics, J. (1987). The Evolutionary Dys-Synthesis: Which Bottles for Which Wine? *Am Nat*, 129, 321–331.
- Antonovics, J., & van Tienderen, P. (1991). Ontoecogenophiloconstraints? The Chaos of Constraints Terminology. *Trends Ecol Evol*, 6(5), 166–168.
- Arthur, W. (1995). Reviewed Work: Phenotypes: Their Epigenetics, Ecology and Evolution by C. David Rollo. *J Anim Ecol*, 64(4), 541–542.
- Arthur, W. (1997). *The Origin of Animal Body Plans*. Cambridge: Cambridge University Press.

- Arthur, W. (2002). The emerging conceptual framework of evolutionary developmental biology. *Nature*, 415, 757–764.
- Arthur, W. (2004). The effect of development on the direction of evolution: Toward a twenty-first century consensus. *Evol Dev*, 6(4), 282–288.
- Arthur, W. (2011). *Evolution: A Developmental Approach*. Hoboken, EUA: Wiley.
- Arroyo-Santos, A., Olson, M.E., & Vergara-Silva, F. (2014). The phylogeography debate and the epistemology of model-based evolutionary biology. *Biol Philos*, 29, 833–850.
- Arroyo-Santos, A., Olson, M.E., & Vergara-Silva, F. (2015). Practice-Oriented Controversies and Borrowed Epistemic Credibility in Current Evolutionary Biology: Phylogeography As A Case Study. *Perspect Sci*, 23(3), 310–334.
- Autzen, B. (2016). Leveling up. *Science*, 353, 1505 doi:10.1126/science.aah6873.
- Ayala, F. J. (1982). Beyond Darwinism? The Challenge of Macroevolution to the Synthetic Theory of Evolution. *PSA*, 2, 275–291.
- Back Matter. (1997). *Evolution*, 51(5), 1695–1697.
- Badyaev, A. V. (2005). Stress-induced variation in evolution: from behavioural plasticity to genetic assimilation. *Proc R Soc Lond B Biol Sci*, 272(1566), 877–886.
- Badyaev, A. V. (2009). Evolutionary significance of phenotypic accommodation in novel environments: an empirical test of the Baldwin effect. *Proc R Soc Lond B Biol Sci*, 364(1520), 1125–1141.
- Badyaev, A. V., & Uller, T. (2009). Parental effects in ecology and evolution: mechanisms, processes and implications. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 364(1520), 1169–1177.
- Baedke, J. (2013). The Epigenetic Landscape in the Course of Time: Conrad Hal Waddington's Methodological Impact on the Life Sciences. *Stud Hist Philos Biol Biomed Sci*, 44, 756–773.
- Baedke, J. (2016). Development, Evolution, and the Concepts Between the Two. *Acta Biotheor*, 64, 99–1103.
- Baedke, J. (2017). Expanding Views of Evolution and Causality. *J Gen Philos Sci*, 48, 591–594.
- Baedke, J. (2018a). *Above the Gene, Beyond Biology: Towards a Philosophy of Epigenetics*. Pittsburgh, EUA: University of Pittsburgh Press.
- Baedke, J. (2018b). O Organism, Where Art Thou? Old and New Challenges for Organism-Centered Biology. *J Hist Biol*, doi: 10.1007/s10739-018-9549-4 [versión electrónica antes de publicación].
- Baedke, J., & Mc Manus, S. F. (2018). From seconds to eons: Time scales, hierarchies, and processes in evo-devo. *Stud Hist Philos Biol Biomed Sci*, 72, 38–48.
- Baedke, J., & Nieves-Delgado, A. (2019). Race and Nutrition in the New World: Colonial Shados in the Age of Epigenetics. *Stud Hist Philos Biol Biomed Sci*, doi: 10.1016/j.shpsc.2019.03.004 [versión electrónica antes de publicación].
- Bard, J.B.L. (2008). Waddington's Legacy to Developmental and Theoretical Biology. *Biol Theory*, 3, 188–197.
- Barnes, S. B., & Shapin, S. (Eds.) (1979). *Natural Order: Historical Studies of Scientific Culture*. Beverly Hills y Londres: Sage Publications.
- Barton, N. H., & Turelli, M. (1989). Evolutionary quantitative genetics: how little do we know? *Annu Rev Genet*, 23(1), 337–370.
- Bateson, P. (2005). The return of the whole organism. *J Biosci*, 30, 31–39.
- Bateson, P., & Gluckman, P. (2011). *Plasticity, Robustness, Development and Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Bateson, P., Cartwright, N., Dupré, J., Laland, K., & Noble, D. (2017). New trends in evolutionary biology: biological, philosophical and social science perspectives. *Interface Focus*, 7, 20170051 doi: 10.1098/rsfs.2017.0051.
- Beatty, J. (1986). The Synthesis and the Synthetic Theory. En W. Bechtel (Ed.), *Integrating Scientific Disciplines* (pp. 125–135). Dordrecht: Martinus Nijhoff Publishers.
- Beatty, J. (1987). Weighing the risks: Stalemate in the classical/balance controversy. *J Hist Biol*, 20(3), 289–319.
- Beatty, J. (1994). The proximate/ultimate distinction in the multiple careers of Ernst Mayr. *Biol Philos*, 9, 333–356.
- Beatty, J. (1997). Why Do Biologists Argue Like They Do? *Philos Sci*, 63, S432–S443.
- Beatty, J. (2010). Reconsidering the Importance of Chance Variation. En M. Pigliucci, & G.B. Müller (Eds.), *Evolution: The Extended Synthesis* (pp. 21–44). Boston, EUA: The MIT Press.
- Beckner, M. O. (1969). *The Biological Way of Thought*. Berkeley, EUA: University of California Press.

- Benítez, M., Hernández-Hernández, V., Newman, S.A., & Niklas, K.J. (2018). Dynamical Patterning Modules, Biogenic Materials, and the Evolution of Multicellular Plants. *Front Plant Sci*, 9, 871 doi: 10.3389/fpls.2018.00871.
- Beauchamp, T. (1987). Ethical Theory and the Problem of Closure. En H.T. Engelhardt, Jr., & A.L. Caplan (Eds.), *Scientific Controversies. Case Studies in the Resolution and Closure of Disputes in Science and Technology* (pp. 27–48). Cambridge: Cambridge University Press.
- Beyler, R. H. (1996). Targeting the organism: The scientific and cultural context of Pascual Jordan's quantum biology, 1932-1947. *Isis*, 87(2), 248–273.
- Bonduriansky, R., & Day, T. (2018). *Extended Heredity. A New Understanding of Inheritance and Evolution*. Princeton, EUA: Princeton University Press.
- Bonner, J.T. (Ed.) (1982). *Evolution and Development. Report of the Dahlem Workshop on Evolution and Development*. Berlín, Alemania: Springer-Verlag.
- Bonner, J. T. (1992). Evolution and the Rest of Biology: The Past. En P. R. Grant, & H. S. Horn (Eds.), *Molds, Molecules, and Metazoa. Growing Points in Evolutionary Biology* (pp. 3–15). Nueva Jersey, EUA: Princeton University Press.
- Boto, L. (2010). Horizontal gene transfer in evolution: facts and challenges. *Proc R Soc B*, 277, 819–827.
- Bognon-Küss, C., & Wolfe, C. T. (2018a). Introduction. En C. Bognon-Küss, & C.T. Wolfe (Eds.), *Philosophy of Biology Before Biology* (pp. 1–3). Londres y Nueva York: Routledge.
- Bognon-Küss, C., & Wolfe, C. T. (2018b). The idea of 'philosophy of biology before biology'. A methodological provocation. En C. Bognon-Küss, & C.T. Wolfe (Eds.), *Philosophy of Biology Before Biology* (pp. 4–23). Londres y Nueva York: Routledge.
- Bourdieu, P. (2003). *El oficio de científico. Ciencia de la ciencia y reflexividad*. Barcelona, España: Editorial Anagrama.
- Bowler, P. J. (1988). *The Non-Darwinian Revolution*. Baltimore, EUA: Johns Hopkins University Press.
- Boyd, R., & Richerson, P. J. (1985) *Culture and the Evolutionary Process*. Chicago, EUA: University of Chicago Press.
- Bradshaw, A. D. (1965). Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants, *Adv Genet*, 13, 115–155.
- Brentari, C. (2015). Jakob von Uexküll. The Discovery the Umwelt between Biosemiotics and Theoretical Biology. Dordrecht, Holanda: Springer.
- Brigandt, I. (2010). Beyond reduction and pluralism: toward an epistemology of explanatory integration in biology. *Erkenntnis*, 73, 295–311.
- Brigandt, I. (2015). From Developmental Constraint to Evolvability. How Concepts Figure in Explanation and Disciplinary Identity. En A.C. Love (Ed.), *Conceptual Change in Biology. Scientific and Philosophical Perspectives on Evolution and Development* (pp. 305–325). Dordrecht: Springer Science and Business Media.
- Brigandt, I., & Love, A.C. (2010). Evolutionary novelty and the Evo-Devo synthesis: field notes. *Evol Biol*, 37, 93–99.
- Brigandt, I., & Love, A.C. (2012). Conceptualizing evolutionary novelty: moving beyond definitional debates. *J Exp Zool B Mol Dev Evol*, 318, 417–427.
- Brodie III, E. D. (2005). Caution: Niche construction ahead. *Evolution*, 59, 249–251.
- Bromham, L. (2009). Does nothing in evolution make sense except in the light of population genetics? *Biol Philos*, 24, 387–403.
- Brooks, D. R. (1983). What's Going on in Evolution: A Brief Guide to Some New Ideas in Evolutionary Theory. *Can J Zool*, 61, 2637–2645.
- Brooks, D. R. (2011). The extended synthesis: something old, something new. *Evo Edu Outreach*, 4, 3–7.
- Brooks, D. R., & Wiley, E. O. (1986). *Evolution as Entropy: Toward a Unified Theory of Biology*. Chicago, EUA: University of Chicago Press.
- Brooks, D.R., & Hoberg, E.P. (2007). Darwin's Necessary Misfit and the Sloshing Bucket: The Evolutionary Biology of Emerging Infectious Diseases. *Evo Edu Outreach*, 1, 2–9.
- Brooks, D. S. (2019). Conceptual heterogeneity and the legacy of organicism: Thoughts on *The Life Organic*. *Hist Philos Life Sci*, 41, 24 doi:10.1007/s40656-019-0263-0.
- Buchanan, B. (2008). *Onto-Ethologies: The Animal Environments of Uexküll, Heidegger, Merleau-Ponty, and Deleuze*. Albania: State University of New York Press.
- Cachón, V., Barahona, A., & Ayala, F. J. (2008). The rhetorical construction of Eldredge and Gould's article on the theory of Punctuated Equilibria in 1972. *Hist Philos Life Sci*, 30, 317–337.
- Cain, J. (2000). Woodger, Positivism, and the Evolutionary Synthesis. *Biol Philos*, 15, 535–551.

- Calcott, B. (2013). Why how and why aren't enough: more problems with Mayr's proximate–ultimate distinction. *Biol Philos*, 28, 767–780.
- Callahan, H. S., Pigliucci, M., & Schlichting, C. D. (1997). Developmental phenotypic plasticity: where ecology and evolution meet molecular biology. *BioEssays*, 19(6), 519–525.
- Callebaut, W. (1993). Taking the Naturalistic Turn, or, How Real Philosophy of Science is Done. Chicago, EUA: Chicago University Press.
- Callebaut, W. (2009). Not the Only Game in Town. *Biol Theory*, 4(2), 107–111.
- Callebaut, W. (2010). The Dialectics of Dis/Unity in the Evolutionary Synthesis and Its Extensions. En M. Pigliucci, & G.B. Müller (Eds.), *Evolution: The Extended Synthesis* (pp. 443–481). Boston, EUA: The MIT Press.
- Callebaut, W. (2011). Beyond generalized Darwinism. II. More things in heaven and earth. *Biol Theory*, 6(4), 351–365.
- Callebaut, W. (2013). The Tension Between Tradition and Innovation. *Biol Theory*, 7, 187–188.
- Callebaut, W., & Rasskin-Gutman, D. (Eds.) (2005). *Modularity: Understanding the Development and Evolution of Complex Natural Systems*. Cambridge, EUA: The MIT Press.
- Callebaut, W., Caporael, L. R., Hammerstein, P., Laubichler, M. D., & Müller, G. B. (2006). Risking deeper integration. *Biol Theory*, 1(1), 1–3.
- Callebaut, W., Müller, G.B., & Newman, S.A. (2007). The Organismic Systems Approach: Evo-Devo and the Streamlining of the Naturalistic Agenda. En R. Sansom, & R. N. Brandon (Eds.), *Integrating Evolution and Development: From Theory to Practice* (pp. 25–92). Cambridge, EUA: The MIT Press.
- Campbell, N. (1921). *What is Science?* Londres: Methuen & Co. ltd.
- Campos, L. (2015). Tweets as Sources in the History of Contemporary Science. *Med Hist*, 59(1), 148–150.
- Canguilhem, G. (1983). *Études d'histoire et de philosophie des sciences*. París, Francia: Vrin.
- Canguilhem, G. (2008 [1965]). *Knowledge of Life*. Nueva York, EUA: Fordham University Press.
- Caponi, G. (2007). La filosofía de la biología y el futuro de la biología evolucionaria. *Ludus Vitalis*, XV (28), 199–202.
- Caponi, G. (2008). La Biología Evolucionaria del Desarrollo como ciencia de causas remotas. *Signos Filosóficos*, 10(20), 121–142.
- Caponi, G., & Martínez, M. (2018). La *Evo-Devo* y la articulación de una nueva teoría de la evolución. En J. Muñoz-Rubio (Coord.), *La biología evolutiva contemporánea: ¿una revolución más en la ciencia?* (pp. 275–284). Ciudad de México: Centro de Investigaciones Interdisciplinarias en Ciencias y Humanidades, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Carroll, S. B. (2008). Evo-Devo and an expanding evolutionary synthesis: a genetic theory of morphologic evolution. *Cell*, 134, 25–36.
- Casanueva, M. (2005). Los modelos en la filosofía de la ciencia del siglo xx. En A. López-Austin (Ed.), *El modelo en la ciencia y la cultura* (pp. 29–53). México: Siglo XXI/Universidad Nacional Autónoma de México.
- Casanueva, M. (2014). Redes y paisajes conceptuales en la *Evo-Devo*. *Metatheoria*, 5(1), 83–97.
- Casanueva, M., & Martínez, M. (2014). Marcos causales y síntesis teóricas. *Acta Scientiae*, 16, 330–344.
- Casanueva, M., López-Beltrán, C., & Martínez, M. (2017). Filosofía de la biología en Iberoamérica. *Metatheoria*, 8(1), 1–10.
- Casanueva-López, M., & Vergara-Silva, F. (2018). Teoría de construcción de nicho, “Síntesis Evolutiva Extendida” y filosofía de la ciencia: discusiones pendientes. En J. Muñoz-Rubio (Coord.), *La biología evolutiva contemporánea: ¿una revolución más en la ciencia?* (pp. 299–355). Ciudad de México: Centro de Investigaciones Interdisciplinarias en Ciencias y Humanidades, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Catley, K. M. (2006). Darwin's missing link– a novel paradigm for evolution education. *Sci Educ*, 90, 767–783.
- Ceccarelli, L. (2011). Manufactured Scientific Controversy: Science, Rhetoric, and Public Debate. *Rhetor Publ Aff*, 14(2), 195–228.
- Ceccarelli, L. (2013). Controversy Over Manufactured Scientific Controversy: A Rejoinder to Fuller. *Rhetor Publ Aff*, 16(4), 761–766.
- Charlesworth, B. (1971). Selection in density-regulated populations. *Ecology*, 73, 469–474.
- Charlesworth, B. (1996). The good fairy godmother of evolutionary genetics. *Curr Biol*, 6, 220.
- Charlesworth, B. (2019). In defence of doing sums in genetics. *Heredity*, 123, 44–49.

- Charlesworth, D., Barton, N.H., & Charlesworth, B. (2017). The sources of adaptive variation. *Proc Biol Sci*, 284, 20162864 doi: 10.1098/rspb.2016.2864.
- Child, C.M. (1941). *Patterns and Problems of Development*. Chicago, EUA: University of Chicago Press.
- Coen, D. R. (2006). Living precisely in fin-de-siècle Vienna. *J Hist Biol*, 39(3), 493–523.
- Collins, H. M. (1981a). The Place of the 'Core-Set' in Modern Science: Social Contingency with Methodological Propriety in Science. *Hist Sci*, 19, 6–19.
- Collins, H. M. (1981b). Son of Seven Sexes: The Social Destruction of a Physical Phenomenon. *Soc Stud Sci*, 11, 33–62.
- Collins, H. (1985). *Changing Order: Replication and Induction in Scientific Practice*. Beverly Hills: Sage Publications.
- Collins, H., & Pinch, T. (1993). *The Golem: What Everyone Should Know about Science*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Coyne, J. A., & Orr, H. A. (2004). *Speciation*. Sunderland, EUA: Sinauer.
- Craig, L. R. (2009). Defending evo-devo: a response to Hoekstra and Coyne. *Philos Sci*, 76, 335–344.
- Craig, L. (2010). The so-called extended synthesis and population genetics. *Biol Theory*, 5, 117–123.
- Craig, L.R. (2015). Neo-Darwinism and Evo-Devo: An Argument for Theoretical Pluralism in Evolutionary Biology. *Perspect Sci*, 23, 243–279.
- Cunningham, A., Jardine, N. (Eds.) (1990). *Romanticism and the Sciences*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Dahn, R. (2019). Big Science, Nazified? Pascual Jordan, Adolf Meyer-Abich, and the Abortive Scientific Journal *Physis*. *Isis*, 110(1), 68–90.
- Dalcq, A.M. (1951). Form and modern biology. *En L.L. Whyte* (Ed.), *Aspects of Form* (pp. 91–120). Londres: Lund Humphries.
- Danchin, É., & Wagner, R. H. (2010). Inclusive heritability: combining genetic and non-genetic information to study animal behavior and culture. *Oikos*, 119(2), 210–218.
- Danchin, É., Charmantier, A., Champagne, F. A., Mesoudi, A., Pujol, B., & Blanchet, S. (2011). Beyond DNA: integrating inclusive inheritance into an extended theory of evolution. *Nat Rev Genet*, 12, 475–486.
- Darden, L. (1991). *Theory Change in Science: Strategies from Mendelian Genetics*. Nueva York, EUA: Oxford University Press.
- Darden, L., & Maull, N. (1977). Interfield theories. *Philos Sci*, 44, 43–64.
- Dascal, M. (1998). The Study of Controversies and the Theory and History of Science. *Science in Context*, 11(2), 147–154.
- Davidson, E.H. (2006). *The Regulatory Genome: Gene Regulatory Networks in Development and Evolution*. San Diego, EUA: Academic Press.
- Dawkins, R. (1976). *The Selfish Gene*. Oxford: Oxford University Press.
- Dawkins, R. (2004). Extended Phenotype– But Not Too Extended. A Reply to Laland, Turner and Jablonka. *Biol Philos*, 19, 377–396.
- De Block, A., & Du Laing, B. (2009). Goodwin, Piaget, and the Evolving Evolutionary Synthesis. *Biol Theory*, 4(2), 112–114.
- de Chadarevian, S. (2002). *Designs for Life: Molecular Biology after World War II*. Nueva York, EUA: Cambridge University Press.
- Dees, N. D., & Bahar, S. (2010). Mutation size optimizes speciation in an evolutionary model. *PloS one*, 5(8), e1195 doi: 10.1371/journal.pone.0011952.
- de Jong, G. (2005). Evolution of phenotypic plasticity: patterns of plasticity and the emergence of ecotypes. *New Phytol*, 166, 101–118.
- Delborne, J. (2011). Constructing Audiences in Scientific Controversy. *Soc Epistemol*, 25(1), 67–95.
- Delisle, R.G. (2009). *Les philosophies du néo-darwinisme: Conceptions divergentes sur l'homme et le sens de l'évolution*. Paris, Francia: Presses Universitaires de France.
- Delisle, R.G. (2011). What was really synthesized during the evolutionary synthesis? A historiographic proposal. *Stud Hist Philos Biol Biomed Sci*, 42, 50– 59.
- Delisle, R. G. (2017a). Introduction: Darwinism or a Kaleidoscope of Research Programs and Ideas? *En R. G. Delisle* (Ed.), *The Darwinian Tradition in Context* (pp. 1–8). Cham, Suiza: Springer.
- Delisle, R. G. (2017b). From Charles Darwin to the Evolutionary Synthesis: Weak and Diffused Connections Only. *En R. G. Delisle* (Ed.), *The Darwinian Tradition in Context* (pp. 133–167). Cham, Suiza: Springer.

- Dennett, D. (1995). *Darwin's Dangerous Idea*. Nueva York, EUA: Simon & Schuster.
- Depew, D. J., & Weber, B. H. (Eds.) (1985). *Evolution at a Crossroads: The New Biology and Philosophy of Science*. Cambridge, EUA: The MIT Press.
- Depew, D. J., & Weber, B. H. (1995). *Darwinism Evolving: Systems Dynamics and the Genealogy of Natural Selection*. Cambridge, MA: The MIT Press.
- Depew, D.J., & Weber, B.H. (2013). Challenging Darwinism: Expanding, Extending, Replacing. *En* M. Ruse (Ed.), *The Cambridge Encyclopedia of Darwin and Evolutionary Thought* (pp. 405–411). Cambridge: Cambridge University Press.
- Dickins, T. E., & Rahman, Q. (2012). The extended evolutionary synthesis and the role of soft inheritance in evolution. *Proc Biol Sci*, 279, 2913–2921.
- Dickins, T.E., & Barton, R.A. (2013). Reciprocal causation and the proximate--ultimate distinction. *Biol Philos*, 28(5), 747–756.
- Dieckmann, U., & Doebeli, M. (2005). Pluralism in evolutionary theory. *J Evol Biol*, 18,1209–1213.
- Dietrich, M., & Skipper, R. (2007). Manipulating Underdetermination in Scientific Controversy: The Case of the Molecular Clock. *Perspect Sci*, 15(3), 295–326.
- Diogo, R. (2016). Where is the Evo in Evo-Devo (Evolutionary Developmental Biology)? *J Exp Zool Mol Dev Evol*, 326, 9–18.
- Diogo, R. (2017). *Evolution Driven by Organismal Behaviour– A Unifying View of Life, Function, Form, Mismatches, and Trends*. Suiza: Springer International Publishing AG.
- Dobzhansky, T. (1973). Nothing in biology makes sense except in the light of evolution. *Am Biol Teach*, 35, 125–129.
- Dominici, S., & Eldredge, N. (2010). Brocchi, Darwin, and Transmutation: Phylogenetics and Paleontology at the Dawn of Evolutionary Biology. *Evo Edu Outreach*, 3, 576–584.
- Douglas, H. E. (2009). Reintroducing Prediction to Explanation. *Philos Sci*, 76(4), 444–463.
- Drack, M., Apfalter, W., & Pouvreau, D. (2007). On the making of a system theory of life: Paul A Weiss and Ludwig von Bertalanffy's conceptual connection. *Q Rev Biol*, 82(4), 349–373.
- Draghi, J., & Wagner, G. P. (2009). The evolutionary dynamics of evolvability in a gene network model. *J Evol Biol*, 22(3), 599–611.
- Dressino, V. (2010). La encrucijada de la teoría sintética: expansionismo o nueva síntesis teórica. *RAAB*, 12(1), 15–25.
- Dressino, V. (2011). Critique of the internalism/externalism approach as a way of extending the synthetic theory. *Ludus Vitalis*, XIX (35), 319–324.
- Dupré, J. (2012). *Processes of Life. Essays in Philosophy of Biology*. Oxford: Oxford University Press.
- Dupré, J., & Nicholson, D. J. (2018). A Manifesto for a Processual Philosophy of Biology. *En* D. J. Nicholson, & J. Dupré (Eds.), *Everything flows. Towards a processual philosophy of biology* (pp. 3–45). Oxford: Oxford University Press.
- Ehrenreich, I. M., & Pfennig, D. W. (2015). Genetic assimilation: a review of its potential proximate causes and evolutionary consequences. *Ann Bot*, 117(5), 769–779.
- Eldredge, N. (1979). Alternative approaches to evolutionary theory. *Bull Carnegie Mus Nat Hist*, 12, 7–19.
- Eldredge, N. (1983). Knowing the need for the need to know. *Nature*, 301, 639.
- Eldredge, N. (1985). *Unfinished Synthesis: Biological Hierarchies and Modern Evolutionary Thought*. Oxford: Oxford University Press.
- Eldredge, N. (1995). *Reinventing Darwin. The Great Debate at the High Table of Evolutionary Theory*. Nueva York, EUA: John Wiley & Sons.
- Eldredge, N. (2003). The Sloshing Bucket: How the Physical Realm Controls Evolution. *En* J.P. Crutchfield, & P. Schuster (Eds.), *Evolutionary Dynamics: Exploring the interplay of selection, accident, neutrality, and function* (pp. 3–32). Oxford: Oxford University Press.
- Eldredge, N. (2008). Hierarchies and the Sloshing Bucket: Toward the Unification of Evolutionary Biology. *Evo Edu Outreach*, 1, 10–15.
- Eldredge, N. (2015). *Eternal Ephemera: Adaptation and the Origin of Species from the Nineteenth Century Through Punctuated Equilibria and Beyond*. New York, EUA: Columbia University Press.
- Eldredge, N., & Gould, S.J. (1972). Punctuated Equilibria: An Alternative to Phyletic Gradualism. *En* T.J.M. Schopf (Ed.), *Models in Paleobiology* (pp. 85–115). San Francisco, EUA: Freeman, Cooper, & Co.
- Eldredge, N., & Salthe, S.N. (1984). Hierarchy and Evolution. *En* R. Dawkins, & M. Ridley (Eds.), *Oxford Surveys in Evolutionary Biology* 1 (pp. 182–206). Oxford: Oxford University Press.

- Eldredge, N., Pievani, T., Serrelli, E., & Tëmkin, I (Eds.). (2016). *Evolutionary Theory: A Hierarchical Perspective*. Chicago, EUA: University of Chicago Press.
- Elliott, K. C. (2017). *A Tapestry of Values: An Introduction to Values in Science*. Nueva York, EUA: Oxford University Press.
- Engelhardt Jr., H.T., & Caplan, A.L. (1987). Patterns of controversy and closure: the interplay of knowledge, values, and political forces. *En* H. T. Engelhardt Jr., & A.L. Caplan (Eds.), *Scientific Controversies: Case Studies in the Resolution and Closure of Debates in Science and Technology* (pp. 1–23). Cambridge: Cambridge University Press.
- Esposito, M. (2013). Heredity, development and evolution: the unmodern synthesis of E.S. Russell. *Theor Biosci*, 132(2), 165–18.
- Esposito, M. (2014). Problematic “idiosyncrasies”: rediscovering the historical context of D’Arcy Wentworth Thompson’s science of form. *Sci Context*, 27(1), 79–107.
- Esposito, M. (2015) More than the parts: W. E. Ritter, the Scripps Marine Association, and the organismal conception of life. *Hist Stud Nat Sci*, 45(2), 273–302.
- Esposito, M. (2016). *Romantic Biology, 1890–1945*. Londres: Routledge.
- Esposito, M. (2017a). Expectation and futurity: The remarkable success of genetic determinism. *Stud Hist Philos Biol Biomed Sci*, 62, 1–9.
- Esposito, M. (2017b). The Organismal Synthesis: Holistic Science and Developmental Evolution in the English Speaking World, 1915–1954. *En* R. G. Delisle (Ed.), *The Darwinian Tradition in Context* (pp. 219–241). Cham, Suiza: Springer.
- Etxeberria, A., & Umerez, J. (2006). Organización y Organismo en la Biología Teórica. ¿Vuelta al Organicismo? *Ludus Vitalis*, 14, 3–38.
- Etxeberria, A., & Nuño de la Rosa, L. (2009). A world of opportunity within constraint: Pere Alberch’s early Evo-Devo. *En* D. Rasskin-Gutman, & M. de Renzi (Eds.), *Pere Alberch. The Creative Trajectory of an Evo-Devo Biologist* (pp. 21–44). Valencia, España: Universidad de Valencia.
- Fábregas-Tejeda, A. (2019). New Perspectives on Theory Change in Evolutionary Biology. *J Gen Philos Sci*, doi: 10.1007/s10838-019-09466-6.
- Fábregas-Tejeda, A., & Vergara-Silva, F. (2018a). The emerging structure of the Extended Evolutionary Synthesis: where does Evo-Devo fit in? *Theory Biosci*, 137, 169–184.
- Fábregas-Tejeda, A., & Vergara-Silva, F. (2018b). Hierarchy Theory of Evolution and the Extended Evolutionary Synthesis: Some Epistemic Bridges, Some Conceptual Rifts. *Evol Biol*, 45, 127–139.
- Feldman, M.W., Odling-Smee J, & Laland, K.N. (2017). Why Gupta et al.’s critique of niche construction theory is off target. *J Genet*, 96(3), 505–508.
- Fernando, C., Karishma, K. K., & Szathmáry, E. (2008). Copying and evolution of neuronal topology. *PLoS One*, 3(11), e3775 doi: 10.1371/journal.pone.0003775.
- Fernando, C., & Szathmáry, E. (2010). Chemical, Neuronal, and Linguistic Replicators. *En* M. Pigliucci, & G.B. Müller (Eds.), *Evolution: The Extended Synthesis* (pp. 209–249). Boston, EUA: The MIT Press.
- Feyerabend, P. (1965). Problems of Empiricism. *En* R. G. Colodny (Ed.), *Beyond the Edge of Certainty: Essays in Contemporary Science and Philosophy* (pp. 145–260). Nueva Jersey, EUA: Prentice-Hall.
- Fisher, R. A. (1930). *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford: Clarendon Press.
- Folguera, G., & González-Galli, L. (2012). La extensión de la síntesis evolutiva y los alcances sobre la enseñanza de la teoría de la evolución. *Bio-Grafía*, 5(9), 4–18.
- Fontdevila, A. (2011). *The Dynamic Genome: A Darwinian Approach*. Oxford: Oxford University Press.
- Forest, B., & Gross, P. R. (2004). *Creationism’s Trojan Horse: The Wedge of Intelligent Design*. Nueva York, EUA: Oxford University Press.
- Fox-Keller, E. (1995). *Refiguring Life: Metaphors of Twentieth-Century Biology*. Nueva York, EUA: Columbia University Press.
- Fox-Keller, E. (2002). *Making Sense of Life: Explaining Biological Development with Models, Metaphors, and Machines*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Fox-Keller, E. (2009). Self-Organization, Self-Assembly, and the Origin of Life. *En* A. Barberousse, M. Morange, & T. Pradeu (Eds.), *Mapping the Future of Biology: Evolving Concepts and Theories* (pp. 131–140). Nueva York, EUA: Springer.
- Fricke, M. (2007). *Epistemic Injustice: Power and the Ethics of Knowing*. Oxford: Oxford University Press.

- Fuentes, A. (2015). Integrative Anthropology and the Human Niche: Toward a Contemporary Approach to Human Evolution. *Am Anthropol*, 117(2), 302–315.
- Fuentes, A. (2016). The Extended Evolutionary Synthesis, Ethnography, and the Human Niche: Toward an Integrated Anthropology. *Curr Anthropol*, 57, S13–S26.
- Fuller, S. (2000). Social Epistemology: A Philosophy for Sociology or a Sociology of Philosophy? *Sociology*, 34(3), 573–578.
- Fuller, S. (2013). Manufactured Scientific Consensus: A Reply to Ceccarelli. *Rhetor Publ Aff*, 16(4), 753–760.
- Fusco, G. (2015). For a new dialogue between theoretical and empirical studies in evo-devo. *Front Ecol Evol*, 3, 97 doi: 10.3389/fevo.2015.00097.
- Futuyma, D. J. (2011). Expand or Revise? The Evolutionary Synthesis Today. *Q Rev Biol*, 86(3), 203–208.
- Futuyma, D.J. (2013). Evolution, 3<sup>ra</sup> edición. Sunderland, EUA: Sinauer Associates Inc.
- Futuyma, D.J. (2015). Can Modern Evolutionary Theory Explain Macroevolution? En E. Serrelli, & N. Gontier (Eds.), *Macroevolution. Explanation, Interpretation and Evidence* (pp. 29–85). Suiza: Springer International Publishing.
- Futuyma, D.J. (2017). Evolutionary biology today and the call for an extended synthesis. *Interface Focus*, 7(5), 20160145 doi: 10.1098/rsfs.2016.0145.
- Galison, P. (1999). Trading zone: coordinating action and belief. En M. Biagioli (Ed.), *The Science Studies Reader* (pp. 137–160). Nueva York y Londres: Routledge.
- Galison, P. & Stump, D. J. (Eds.) (1996). *The Disunity of Science. Boundaries, Contexts and Power*. Stanford, EUA: Stanford University Press.
- García-Deister, V. (2005a). *Resisting Dichotomies: Causal Images and Causal Processes in Development* (tesis de maestría). Posgrado en Filosofía de la Ciencia, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- García-Deister, V. (2005b). Explicar sin techo, sin piso, el desarrollo sin muros. *Rev Colomb Filo Scienc*, VI (12-13), 9–31.
- Gavrilets, S. (1997). Evolution and speciation on holey adaptive landscapes. *Trends Ecol Evol*, 12(8), 307–312.
- Gavrilets, S. (2010). High-Dimensional Fitness Landscapes and Speciation. En M. Pigliucci, & G.B. Müller (Eds.), *Evolution: The Extended Synthesis* (pp. 45–79). Boston, EUA: The MIT Press.
- Gawne, R., McKenna, K.H., & Nijhout H.F. (2018). Unmodern Synthesis: Developmental Hierarchies and the Origin of Phenotypes. *Bioessays*, 40(1), 1600265 doi: 10.1002/bies.201600265.
- Gayon, J. (2003). From Darwin to today in evolutionary biology. En J. Hodge & G. Radick (Eds.), *The Cambridge Companion to Darwin* (pp. 240–264). Cambridge: Cambridge University Press.
- Gerhart, J., & Kirschner, M. (1997). *Cells, Embryos, and Evolution: Toward a Cellular and Developmental Understanding of Phenotypic Variation and Evolutionary Adaptability*. Malden, EUA: Blackwell Science.
- Ghiselin, M.T. (1974). A radical solution to the species problem. *Syst Zool*, 25, 536–544.
- Ghiselin, M. (1997). *Metaphysics and the Origin of Species*. Cambridge: Harvard University Press
- Gibson, A. H. (2013). Edward O. Wilson and the Organicist Tradition. *J Hist Biol*, 46(4), 599–630.
- Gilbert, S. F. (1998). Bearing crosses: a historiography of genetics and embryology. *Am J Med Genet*, 76(2), 168–182.
- Gilbert, S. F. (2000a). *Developmental Biology*, 6ta edición. Sunderland, EUA: Sinauer Associates.
- Gilbert, S.F. (2000b). Diachronic Biology Meets Evo-Devo: C.H. Waddington's Approach to Evolutionary Developmental Biology. *Amer Zool*, 40, 729–737.
- Gilbert, S. F., Opitz, J. M., & Raff, R. A. (1996). Resynthesizing evolutionary and developmental biology. *Dev Biol*, 173(2), 357–372.
- Gilbert, S.F., & Sarkar, S. (2000). Embracing Complexity: Organicism for the 21st century. *Dev Dynam*, 219, 1–9.
- Gilbert, S.F., Bosch, T.C.G., & Ledón-Rettig, C. (2015). Eco-Evo-Devo: developmental symbiosis and developmental plasticity as evolutionary agents. *Nat Rev Genet*, 16, 611–622.
- Godfrey-Smith, P. (1996). *Complexity and the Function of Mind in Nature*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Godfrey-Smith, P. (2001). On the status and explanatory structure of DST. En S. Oyama, P Griffiths, & R. Gray (Eds.), *Cycles of Contingency: Developmental Systems and Evolution* (pp. 283–297). Cambridge, EUA: MIT Press.

- Godfrey-Smith, P. (2009). *Darwinian Populations and Natural Selection*. Oxford: Oxford University Press.
- Godfrey-Smith, P. (2014). *Philosophy of Biology*. Princeton, EUA: Princeton University Press.
- Goodwin, B.C. (1984). Changing from an evolutionary to a generative paradigm in biology. *En* J. W. Pollard (Ed.), *Evolutionary Theory: Paths into the Future* (pp. 99–120). Nueva York, EUA: Wiley.
- Goodwin, B.C. (1994). *How the Leopard Changed Its Spots: The Evolution of Complexity*. Nueva York, EUA: Scribners.
- Goodwin, B. (1999). Reclaiming a life of quality. *J Conscious Stud*, 6(11-12), 229–235.
- Gorelick, R., & Laubichler, M. D. (2008). Genetic= Heritable (Genetic≠ DNA). *Biol Theory*, 3(1), 79–84.
- Gottlieb, G. (1992). *Individual Development and Evolution*. Oxford: Oxford University Press.
- Gould, S. J. (1977). *Ontogeny and Phylogeny*. Cambridge, EUA: Harvard University Press.
- Gould, S. J. (1980a). Is a New and General Theory of Evolution Emerging? *Paleobiology*, 6, 119–130.
- Gould, S. J. (1980b). The promise of paleobiology as a nomothetic, evolutionary discipline. *Paleobiology*, 6, 96–118.
- Gould, S. J. (1981). But Not Wright Enough: Reply to Orzack. *Paleobiology*, 7, 131–134.
- Gould, S.J. (1982). Darwinism and the Expansion of Evolutionary Theory. *Science*, 216, 380–387.
- Gould, S. J. (1983). The Hardening of the Modern Synthesis. *En* M. Greene (Ed.), *Dimensions of Darwinism* (pp. 71–93). Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Gould, S. J. (2002). *The Structure of Evolutionary Theory*. Cambridge, EUA: Harvard University Press.
- Gould, S. J., & Lewontin, R. C. (1979). The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proc R Soc Lond B Biol Sci*, 205(1161), 581–598.
- Grant, V. (1983). The Synthetic Theory Strikes Back. *Biol Zent Bl*, 102, 149–158.
- Grant, B. (2010). Should evolutionary theory evolve? *The Scientist*, 24, 24–31.
- Gray, R. (1992). Death of the gene: Developmental systems strike back. *En* P. Griffiths (Ed.), *Trees of Life: Essays in Philosophy of Biology* (pp. 65–209). Dordrecht, Alemania: Kluwer
- Gregg, J.R., & Harris, F.T.C. (Eds.) (1964). *Form and Strategy in Science. Studies Dedicated to Joseph Henry Woodger on the Occasion of his Seventieth Birthday*. Dordrecht, Holanda: D. Reidel Publishing Company.
- Griesemer, J. (2000). Development, culture, and the units of inheritance. *Philos Sci*, 67, S348–S368.
- Griesemer, J. (2006). Theoretical integration, cooperation, and theories as tracking devices. *Biol Theory*, 1(1), 4–7.
- Griffiths, P., & Gray, R. (1994). Developmental systems and evolutionary explanation. *J Philos*, 91, 277–304.
- Griffiths, P., & Gray, R. (2001). Darwinism and developmental systems. *En* S. Oyama, P Griffiths, & R. Gray (Eds.), *Cycles of Contingency: Developmental Systems and Evolution* (pp. 195–218). Cambridge, EUA: MIT Press.
- Griffiths, P.E., & Gray, R.D. (2004). The developmental systems perspective: organism–environment systems as units of development and evolution. *En* M. Pigliucci, & K. Preston (Eds.), *Phenotypic Integration: Studying the Ecology and Evolution of Complex Phenotypes* (pp. 409–431). Oxford y Nueva York: Oxford University Press.
- Griffiths, P. E., & Stotz, K. (2013). *Genetics and Philosophy: An Introduction*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Guerrero-Mc Manus, S. (2018). De revoluciones y contrarrevoluciones: la teoría de la selección social y su impacto en la ecología de la conducta y la ecología *queer*. *En* J. Muñoz-Rubio (Coord.), *La biología evolutiva contemporánea: ¿una revolución más en la ciencia?* (pp. 443–468). Ciudad de México: Centro de Investigaciones Interdisciplinarias en Ciencias y Humanidades, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Gupta, M., Prasad, N.G., Dey, S., Joshi, A., & Vidya T. N. C. (2017). Niche construction in evolutionary theory: the construction of an academic niche? *J. Genet*, 96(3), 491–504.
- Hacking, I. (1979). Imre Lakatos's philosophy of science. *Brit J Philos Sci*, 30, 381–402
- Haig, D. (2013). Proximate and ultimate causes: how come? And what for? *Biol Philos*, 28(5), 781–786.
- Haldane, J. S. (1884). *Life and Mechanism*. *Mind*, 9, 27–47.
- Haldane, J. S. (1916). The new physiology. *Science*, 44(1140), 619–631.
- Haldane, J. S. (1917). *Organism and Environment, as Illustrated by the Physiology of Breathing*. New Haven, EUA: Yale University Press.
- Haldane, J.S. (1930). *The Sciences and Philosophy*. Londres, Inglaterra: Hodder & Stoughton.
- Haldane, J. S. (1931). *The Philosophical Basis of Biology*. Londres: Hodder & Stoughton.
- Haldane, J.S. (1935). *The Philosophy of a Biologist*. Oxford: Clarendon Press.

- Hall, B.K. (1989). The Shape of Things to Come. *Evolution*, 43(7), 1571–1573.
- Hall, B. K. (1992a). *Evolutionary Developmental Biology*. Londres: Chapman & Hall.
- Hall, B.K. (1992b). Waddington's Legacy in Development and Evolution. *Amer Zool*, 32, 113–122.
- Hall, B. K. (2000). Evo-devo or devo-evo—does it matter? *Evol Dev*, 2(4), 177–178.
- Hall, B. K., Pearson, R. D., & Müller, G. B. (Eds.) (2004). *Environment, Development, and Evolution: Toward a Synthesis*. Cambridge, EUA: The MIT Press.
- Hall, B. K., & Laubichler, M. D. (2008). Conrad H. Waddington: Towards a Theoretical Biology. *Biol Theory*, 3(3), 233–237.
- Hamburger, V. (1980). Embryology and the Modern Synthesis in Evolutionary Theory. En E. Mayr, & W.B. Provine (Eds.), *The Evolutionary Synthesis: Perspectives on the Unification of Biology* (pp. 97–112). Cambridge, EUA: Harvard University Press.
- Handschuh, S., & Mitteroecker, P. (2012). Evolution- The Extended Synthesis. A research proposal persuasive enough for the majority of evolutionary biologists? *Human Eth B*, 27, 18–21.
- Haraway, D. J. (1975). The Transformation of the Left in Science: Radical Associations in Britain in the 30's and the USA in the 60's. *Soundings*, 58(4), 441–462.
- Haraway, D. J. (2004 [1976]). *Crystal, Fabrics, and Fields. Metaphors That Shape Embryos*. Berkeley, EUA: North Atlantic Books.
- Harrington, A. (1995). Metaphoric connections: Holistic science in the shadow of the Third Reich. *Soc Res*, 62(2), 357–385.
- Harrington, A. (1996). *Reenchanted Science: Holism in German Culture from Wilhelm II to Hitler*. Princeton, EUA: Princeton University Press.
- Harrison, R. G. (1933). Some difficulties of the determination problem. *Am Nat*, 67, 306–321.
- Hein, H. (1969). Molecular Biology vs. Organicism: The Enduring Dispute between Mechanism and Vitalism. *Synthese*, 20(2), 238–253.
- Helanterä, H. (2011). Extending the modern synthesis with ants: Ant encounters. *Biol Philos*, 26, 935–944.
- Helanterä, H., & Uller, T. (2010). The Price equation and extended inheritance. *Philos Theor Biol*, 2(201306), 1–17.
- Hempel, C.G., & Oppenheim, P. (1953). The logic of explanation. En H. Feigl, & M. Brodbeck (Eds.), *Readings in the Philosophy of Science* (pp. 319–352). Nueva York, EUA: Appleton-Century-Crofts.
- Henderson, L.J. (1913). The Fitness of the Environment, an Inquiry into the Biological Significance of the Properties of Matter. *Am Nat*, 47(554), 105–115.
- Hendrikse, J.L., Parsons, T.E., & Hallgrímsson, B. (2007). Evolvability as the proper focus of evolutionary developmental biology. *Evol Dev*, 9, 393–401.
- Ho, M. W., & Saunders, P. T. (1979). Beyond Neo-Darwinism - An Epigenetic Approach to Evolution. *J Theor Biol*, 78, 573–575.
- Ho, M. W., & Saunders, P. T. (1984). *Beyond NeoDarwinism: An Introduction to the New Evolutionary Paradigm*. Nueva York, EUA: Academic Press.
- Hodge, M.J.S. (2005). Against “revolution” and “evolution”. *J Hist Biol*, 38, 101–124.
- Hoekstra, H. E., & Coyne, J. A. (2007). The locus of evolution: evo devo and the genetics of adaptation. *Evolution*, 61(5), 995–1016.
- Hopwood, N. (1997). Biology between university and proletariat: The making of a red professor. *Hist Sci* 35(4), 367–424.
- Hsia, F., & Schäfer, D. (2019). History of Science, Technology, and Medicine: A Second Look at Joseph Needham. *Isis*, 110(1), 94–99.
- Hughes, A.J., & Lambert, D.M. (1984). Functionalism, structuralism, and “ways of seeing”. *J Theor Biol*, 111, 787–800.
- Hull, D. (1974). *Philosophy of Biological Science*. Nueva Jersey, EUA: Prentice Hall.
- Hull, D.L. (1976). Are species really individuals? *Syst Zool*, 25, 174–191.
- Hull, D.L. (1980). Individuality and Selection. *Ann Rev Ecol Syst*, 11, 311–332.
- Huneman, P. (2017). Why Would We Call for a New Evolutionary Synthesis? The Variation Issue and the Explanatory Alternatives. En P. Huneman, & D. Walsh (Eds.), *Challenging the Modern Synthesis: Adaptation, Development, and Inheritance* (pp. 68–110). Nueva York, EUA: Oxford University Press.
- Huxley, J. (2010). *Evolution: The Modern Synthesis—The Definitive Edition*. Boston, EUA: The MIT Press.
- Ingold, T. (1990). An anthropologist looks at biology. *Man*, 25, 208–229.

- Ingold, T. (2004). Beyond Biology and Culture. The Meaning of Evolution in a Relational World. *Social Anthropology*, 12, 209–221.
- Ingold, T. (2018). *Anthropology: Why It Matters*. Cambridge: Polity Press.
- Ingold, T., & Palsson, G. (Eds.) (2013). *Biosocial Becomings: Integrating Social and Biological Anthropology*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Ioannidis, S. (2008). How development changes evolution: conceptual and historical issues in evolutionary developmental biology. *Biol Philos*, 23(4), 567–578.
- Irie, N., & Kuratani, S. (2014). The developmental hourglass model: a predictor of the basic body plan? *Development*, 141, 4649–4655.
- Jablonka, E., & Lamb, M. J. (1995). *Epigenetic Inheritance and Evolution: The Lamarckian Dimension*. Oxford: Oxford University Press.
- Jablonka, E., & Lamb, M. J. (2005). *Evolution in Four Dimensions: Genetic, Epigenetic, Behavioral, and Symbolic Variation in the History of Life*. Cambridge, EUA; The MIT Press.
- Jablonka, E., & Lamb, M. J. (2007a). Précis of Evolution in Four Dimensions. *Behav Brain Sci*, 30, 353–365.
- Jablonka, E., & Lamb, M. J. (2007b). Bridging the gap: The developmental aspects of evolution. *Behav Brain Sci*, 30, 378–389.
- Jablonka, E., & Lamb, M. J. (2008). Soft Inheritance: Challenging the Modern Synthesis. *Genet Mol Biol*, 31(2), 389–395.
- Jablonka, E., & Lamb, M. J. (2010). Transgenerational Epigenetic Inheritance. En M. Pigliucci, & G.B. Müller (Eds.), *Evolution: The Extended Synthesis* (pp. 137–174). Boston, EUA: The MIT Press.
- Jablonka, E., & Lamb, M.J. (2014). *Evolution in Four Dimensions. Genetic, Epigenetic, Behavioral, and Symbolic Variation in the History of Life (Revised Edition)*. Cambridge, EUA: The MIT Press.
- Jablonski, D. (2010). Origination Patterns and Multilevel Processes in Macroevolution. En M. Pigliucci, & G.B. Müller (Eds.), *Evolution: The Extended Synthesis* (pp. 335–354). Boston, EUA: The MIT Press.
- Jackson, J. P., & Depew, D. J. (2017). *Darwinism, Democracy, and Race: American Anthropology and Evolutionary Biology in the Twentieth Century*. Londres y Nueva York: Routledge.
- Jacob, F. (1977). Evolution and Tinkering. *Science*, 196 (4295), 1161–1166.
- Jaeger, J., & Monk, N. (2015). Everything flows: a process perspective on life. *EMBO reports*, 16(9), 1064–1067.
- Johnson, N. A., & Porter, A. H. (2001). Toward a new synthesis: population genetics and evolutionary developmental biology. *Genetica*, 112(19), 45–58.
- Kant, I. (1973 [1790]). *Crítica del Juicio*. Distrito Federal, México: Editorial Porrúa.
- Kaplan, J. (2007). Perspectives on Integrating Developmental and Evolutionary Biology. *Biol Theory*, 2(4), 427–429.
- Kauffman, S. A. (1985). Self-organization, selective adaptation, and its limits: A new pattern of inference in evolution and development. En D. J. Depew, & B. H. Weber (Eds.), *Evolution at a Crossroads: The New Biology and the New Philosophy of Science* (pp. 169–207). Cambridge, MA: The MIT Press.
- Kauffman, S. (1993). *The Origins of Order: Self-Organization and Selection in Evolution*. Oxford: Oxford University Press.
- Kauffman, S., & Levin, S. (1987). Towards a general theory of adaptive walks on rugged landscapes. *J Theor Biol*, 128(1), 11–45.
- Kay, L. (1993). *The Molecular Vision of Life: Caltech, The Rockefeller Foundation, and the Rise of the New Biology*. Oxford: Oxford University Press.
- Keller, E.F. (2000). *The Century of the Gene*. Cambridge, Harvard University Press.
- Kellert, S.H., Longino, H.E., & Waters, C.K. (2006). Introduction: the pluralist stance. En S. H. Kellert, H. E. Longino, & C.K. Waters (Eds.), *Scientific Pluralism* (pp. vii–xxviii). Minneapolis, EUA: University of Minnesota Press.
- Kellogg, V. (1907). *Darwinism Today: A Discussion of Present-day Scientific Criticism of the Darwinian Selection Theories*. Nueva York, EUA: Henry Holt and Company.
- Kelly, T. (2005). The epistemic significance of disagreement. *Oxford Studies in Epistemology*, 1, 167–196.
- Kirschner, M. W., & Gerhart, J. C. (2005). *The Plausibility of Life: Resolving Darwin's Dilemma*. Yale: Yale University Press.
- Kirschner, M. W., & Gerhart, J. C. (2010). Facilitated Variation. En M. Pigliucci, & G.B. Müller (Eds.), *Evolution: The Extended Synthesis* (pp. 253–280). Boston, EUA: The MIT Press.

- Knorr-Cetina, K. (1991). Epistemic Cultures: Forms of Reason in Science. *Hist Political Econ*, 23(19), 105–122.
- Knorr-Cetina, K. D. (2007) Culture in global knowledge societies: knowledge cultures and epistemic cultures. *Interdiscip Sci Rev*, 32(4), 361–375.
- Koonin, E. V. (2009). Towards a postmodern synthesis of evolutionary biology. *Cell Cycle*, 8(6), 799–800.
- Koonin, E.V. (2011). *The Logic of Chance: The Nature and Origin of Biological Evolution*. Nueva Jersey, EUA: FT Press.
- Kovaka, K. (2017). Underdetermination and evidence in the developmental plasticity debate. *Br J Philos Sci*, axx038 doi: 10.1093/bjps/axx038.
- Kovaka, K. (2019). Evolutionary theory: conceptual controversies and pluralism. *Metascience* doi:10.1007/s11016-019-00412-2.
- Kronfeldner, M. (2010). Won't You Please Unite? Cultural Evolution and Kinds of Syntheses. En A. Barahona, E. Suárez-Díaz, & H. J. Rheinberger (Eds.), *The Hereditary Hourglass. Genetics and Epigenetics, 1868–2000* (pp. 111–125). Berlín, Alemania: Max Planck Institute for the History of Science.
- Kuhn, T. S. (1962). *The Structure of Scientific Revolutions*. Chicago, EUA: University of Chicago Press.
- Kuhn, T. S. (1982). La tensión esencial. Estudios selectos sobre la tradición y el cambio en el ámbito de la ciencia. México: Fondo de Cultura Económica y Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología.
- Kuhn, T. S. (1989). ¿Qué son las revoluciones científicas? y otros ensayos. Barcelona, España: Ediciones Paidós Ibérica.
- Kull, K. (2004). Uexküll and the post-modern evolutionism. *Sign System Studies*, 32, 99–114.
- Kutschera, U., & Niklas, K. J. (2004). The modern theory of biological evolution: an expanded synthesis. *Naturwissenschaften*, 91(6), 255–276.
- Lacey, H. (2004). Is There a Significant Distinction Between Cognitive and Social Values? En P. Machamer, & G. Wolters (Eds.), *Science, Values, and Objectivity* (pp. 24–51). Pittsburgh: University of Pittsburgh Press.
- Ladyman, J. (2007). Ontological, epistemological and methodological positions. En T. A. Kuipers (Ed.), *General Philosophy of Science: Focal Issues* (pp. 303–376). North Holland: Elsevier.
- Lakatos, I. (1974). The Role of Crucial Experiments in Science. *Stud Hist Philos Sci*, 4, 309–325.
- Lakatos, I. (1978). *The methodology of scientific research programmes*. Philosophical papers, vol 1. Cambridge: Cambridge University Press.
- Laland, K. N. (2004). Extending the Extended Phenotype. *Biol Philos*, 19(3), 313–325.
- Laland, K.N. (2017a). Schism and Synthesis at the Royal Society. *Trends Ecol Evol*, 32(5), 316–317.
- Laland, K.N. (2017b). *Darwin's Unfinished Symphony: How Culture Made the Human Mind*. Princeton, EUA: Princeton University Press.
- Laland, K.N., Odling-Smee, F.J., & Feldman, M.W. (1999). Evolutionary Consequences of Niche Construction and their Implications for Ecology. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 96, 10242–10247.
- Laland, K. N., Sterelny, K., Odling-Smee, J., Hoppitt, W., & Uller, T. (2011). Cause and effect in biology revisited: Is Mayr's proximate-ultimate dichotomy still useful? *Science*, 334, 1512–1516.
- Laland, K.N., & O'Brien, M. (2012). Cultural niche construction: an introduction. *Biol Theory*, 6, 191–202.
- Laland, K. N., Odling-Smee, J., Hoppitt, W., & Uller, T. (2013). More on how and why: Cause and effect in biology revisited. *Biol Philos*, 28, 719–745.
- Laland, K., Uller, T., Feldman, M.W., Sterelny, K., Müller, G.B., Moczek, A., Jablonka, E., & Odling-Smee, J. (2014). Does evolutionary theory need a rethink? Yes, urgently. *Nature*, 514, 161–164.
- Laland, K., Uller, T., Feldman, M.W., Sterelny, K., Müller, G.B., Moczek, A., Jablonka, E., & Odling-Smee, J. (2015). The extended evolutionary synthesis: its structure, assumptions and predictions. *Proc R Soc Lond B Biol Sci*, 282, 1019 doi: 10.1098/rspb.2015.1019.
- Laland, K., Matthews, B., & Feldman, M.W. (2016). An introduction to niche construction theory. *Evol Ecol*, 30(2), 191–202.
- Lamm, E. (2014). The genome as a developmental organ. *J Physiol*, 592, 2283–2293.
- Lande, R. (1980). Microevolution in Relation to Macroevolution. *Paleobiology*, 6, 235–238.
- Lande, R., & Arnold, S. J. (1983). The measurement of selection on correlated characters. *Evolution*, 37, 1210–1226.
- Latour, B. (1987). *Science in Action*. Cambridge, EUA: Harvard University Press.
- Latour, B., & Woolgar, S. (1979). *Laboratory Life: The Social Construction of Scientific Facts*. Londres: Sage.

- Laubichler, M.D. (2007). Does History Recapitulate Itself? Epistemological Reflections on the Origins of Evolutionary Developmental Biology. *En* M.D. Laubichler, & J. Maienschein (Eds.), *From Embryology to Evo-Devo: A History of Developmental Evolution* (pp. 13–33). Cambridge, EUA: The MIT Press.
- Laubichler, M. D. (2010). Evolutionary developmental biology offers a significant challenge to the neo-Darwinian paradigm. *En* F. J. Ayala, & R. A. Malden (Eds.), *Contemporary Debates in Philosophy of Biology* (pp. 199–212). Massachusetts, EUA: Wiley.
- Laubichler, M. D. (2017). The Emergence of Theoretical and General Biology: The Broader Scientific Context for the Biologische Versuchsanstalt. *En* G.B. Müller (Ed.), *Vivarium. Experimental, Quantitative, and Theoretical Biology at Vienna's Biologische Versuchsanstalt* (pp. 95–114). Cambridge, EUA: The MIT Press.
- Laubichler, M.D., & Maienschein, J. (Eds.) (2007). *From Embryology to Evo-Devo: A History of Developmental Evolution*. Cambridge, EUA: The MIT Press.
- Laubichler, M. D., & Hall, B. K. (2008). Conrad Hal Waddington: Forefather of theoretical EvoDevo. *Biol Theory*, 3(3), 185–187.
- Laubichler, M., & Callebaut, W. (2010). The Moody's Virus Attacks the U.S. National Science Board. *Biol Theory*, 5(1), 1–2.
- Lenoir, T. (1993). The discipline of nature and the nature of disciplines. *En* E. Messer-Davidow, D.R. Shumway, & D.J. Silvan (Eds.), *Knowledges. Historical and Critical Studies of Disciplinarity* (pp. 70–102). Charlottesville, EUA: University of Virginia Press.
- Leonelli, S., & Ankeny, R. (2015). Repertoires: How to Transform a Project into a Research Community. *Bioscience*, 65(7), 701–708.
- Levins, R., & Lewontin, R. (1985). *The Dialectical Biologist*. Cambridge, EUA: Harvard University Press.
- Levinton, J. S., Bandel, K., Charlesworth, B., Müller, G., Nagl, W., Runnegar, B., ... & Valentine, J. W. (1986). Organismic evolution: the interaction of microevolutionary and macroevolutionary processes. *En* D.M. Raup, & D. Jablonski (Eds.), *Patterns and Processes in the History of Life* (pp. 166–182). Heidelberg, Alemania: Springer Berlin.
- Levis, N. A., Isdaner, A. J., & Pfennig, D. W. (2018). Morphological novelty emerges from pre-existing phenotypic plasticity. *Nat Ecol Evol*, 2(8), 1289–1297.
- Lewens, T. (2016). *The Meaning of Science. An Introduction to the Philosophy of Science*. Nueva York, EUA: Basic Books.
- Lewens, T. (2019). The Extended Evolutionary Synthesis: what is the debate about, and what might success for the extenders look like? *Biol J Linn Soc* doi:10.1093/biolinnean/blzo64
- Lewin, R. (1980). Evolutionary theory under fire. *Science*, 210(4472), 883–887.
- Lewin, R. (1981). Lamarck Will Not Lie Down. *Science*, 213, 316–321.
- Lewontin, R. (1974). Annotation: The Analysis of Variance and the Analysis of Causes. *Am J Hum Genet*, 26, 400–411.
- Lewontin, R. C. (1983). Gene, organism, and environment. *En* D. S. Bendall (Ed.), *Evolution from Molecules to Men*. Cambridge, Reino Unido: Cambridge University Press.
- Lewontin, R., & Levins, R. (2007). *Biology Under the Influence. Dialectical Essays on Ecology, Agriculture, and Health*. Nueva York, EUA: Monthly Review Press.
- Linde-Medina, M. (2010a). Natural selection and self-organization: a deep dichotomy in the study of organic form. *Ludus Vitalis*, XVIII (34), 25–56.
- Linde-Medina, M. (2010b). Two “EvoDevos”. *Biol Theory*, 5(1), 7–11.
- Livingstone, D. N. (2005). Science, text and space: thoughts on the geography of reading. *Trans Inst Br Geogr*, 30(4), 391–401.
- Lloyd, E. A. (1987). Confirmation of Evolutionary and Ecological Models. *Biol Philos*, 2, 277–293.
- Lloyd, E. A. (1988). *The Structure and Confirmation of Evolutionary Theory*. Princeton: Princeton University Press.
- Logan, C. A., & Brauckmann, S. (2015). Controlling and culturing diversity: Experimental zoology before World War II and Vienna's *Biologische Versuchsanstalt*. *J Exp Zool A Ecol Genet Physiol*, 323(4), 211–226.
- Longino, H. (1990). *Science as Social Knowledge*. Princeton: Princeton University Press.
- López-Beltrán, C. (2018). Escenarios de la patologización racial: la anomalía amerindia en una nación enferma. *Metatheoria*, 8(2), 181–193.

- López-Beltrán, C., & García-Deister, V. (2013). Aproximaciones científicas al mestizo mexicano. *Hist ciencia saude-Manguinhos*, 20(2), 391–410.
- Losos, J.B., Arnold, S.J., Bejerano, G., Brodie III, E.D., Hibbett, D., Hoekstra, H.P., Mindell, D.P., Monteiro, A., Moritz, C., Orr, H.A., Petrov, D.A., Renner, S.S., Ricklefs, R.E., Soltis, P.S., Turner, T.L. (2013). Evolutionary Biology for the 21<sup>st</sup> Century. *PLoS Biol*, 11(1), e1001466 doi: 10.1371/journal.pbio.1001466.
- Love, A. (2003). Evolutionary Morphology, Innovation, and the Synthesis of Evolutionary and Developmental Biology. *Biol Philos*, 18, 309–345.
- Love, A. C. (2009). Marine invertebrates, model organisms, and the modern synthesis: epistemic values, evo-devo, and exclusion. *Theor Biosci*, 128(1), 19–42.
- Love, A. (2010). Rethinking the Structure of Evolutionary Theory for an Extended Synthesis. En M. Pigliucci, & G.B. Müller (Eds.), *Evolution: The Extended Synthesis* (pp. 403–441). Boston, EUA: The MIT Press.
- Love, A.C. (2013). Theory is as Theory Does: Scientific Practice and Theory Structure in Biology. *Biol Theory*, 7, 325–337.
- Love, A. C. (Ed.) (2015a). *Conceptual Change in Biology: Scientific and Philosophical Perspectives on Evolution and Development*. Dordrecht: Springer Verlag.
- Love, A. C. (2015b). *Conceptual Change and Evolutionary Developmental Biology*. En A.C. Love (Ed.), *Conceptual Change in Biology: Scientific and Philosophical Perspectives on Evolution and Development* (pp. 1–54). Dordrecht: Springer Verlag.
- Love, A.C., & Raff, R.A. (2003). Knowing your ancestors: themes in the history of Evo-Devo. *Evol Dev*, 5(4), 327–330.
- Lu, Q., & Bourrat, P. (2018). The evolutionary gene and the extended evolutionary synthesis. *Br J Philos Sci*, 69, 775–800.
- Lynch, M. (2007a). *The Origins of Genome Architecture*. Sunderland, EUA: Sinauer Associates.
- Lynch, M. (2007b). The frailty of adaptive hypotheses for the origins of organismal complexity. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 104, 8597–8604.
- Lyne, J., & Howe, H. F. (1986). “Punctuated equilibria”: Rhetorical dynamics of a scientific controversy. *Q J Speech*, 72(2), 132–147.
- Machamer, P., Pera, M., & Baltas, A. (Eds.) (2000). *Scientific Controversies: Philosophical and Historical Perspectives*. Nueva York: Oxford University Press.
- Maienschein, J., & Laubichler, M. (2014). Exploring Development and Evolution on the Tangled Bank. En R.P. Thompson, & D.M. Walsh (Eds.), *Evolutionary Biology: Conceptual, Ethical, and Religious Issues* (pp. 151–171). Cambridge: Cambridge University Press.
- Meloni, M. (2016). *Political Biology: Science and Social Values in Human Heredity from Eugenics to Epigenetics*. Londres: Palgrave.
- Meloni, M. (2017). Race in an epigenetic time: thinking biology in the plural. *Br J Sociol*, 68(3), 389–409.
- Maresca, B., & Schwartz, J. H. (2006). Sudden origins: a general mechanism of evolution based on stress protein concentration and rapid environmental change. *Anat Rec*, 289(1), 38–46.
- Martínez, M. (2009). Los constreñimientos del desarrollo y la integración EvoDevo: Precisiones y distinciones en torno al tema. *Acta Biol Colomb*, 14 S, 151–168.
- Martínez, M., & Andrade, E. (2014). Constreñimientos, variación evolutiva y planos corporales. *Signos Filosóficos*, 16(31), 63–96.
- Martínez, M., & Esposito, M. (2014). Multilevel Causation and the Extended Synthesis. *Biol Theory*, 9, 209–22.
- Martínez, S. (1990). Bowler, Peter, *The Non Darwinian Revolution: Reinterpreting a Historical Myth*, The John Hopkins University Press Ltd., London, 1988. *Crítica*, 22(66), 131–135.
- Martínez, S., & Olivé, L. (Eds.) (1997). *Epistemología evolucionista*, México: Paidós/Universidad Nacional Autónoma de México.
- Masterman, M. (1970). The Nature of a Paradigm. En I. Lakatos, & A. Musgrave (Eds.), *Criticism and the Growth of Knowledge* (pp. 59–89). Cambridge: Cambridge University Press.
- Mateos, G., & Suárez-Díaz, E. (2015). *Radioisótopos itinerantes en América Latina. Una historia de ciencia por tierra y por mar*. Ciudad de México: Centro de Investigaciones Interdisciplinarias en Ciencias y Humanidades/Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Matheson, J. (2015). *The Epistemic Significance of Disagreement*. Basingstoke: Palgrave MacMillan.

- Matthen, M., & Ariew, A. (2002). Two ways of thinking about fitness and natural selection. *J Philos*, 992, 55-83.
- Matzke, N. J. (2010). The Evolution of Creationist Movements. *Evo Edu Outreach*, 3, 145-162.
- Maynard-Smith, J. (1981). Macroeolution. *Nature*, 289, 13-14.
- Maynard-Smith, J. (1984). Paleontology at the high table. *Nature*, 309, 401-402.
- Maynard-Smith, J. (1987). Darwinism stays unpunctured. *Nature*, 310, 516.
- Maynard-Smith, J., Burian, R., Kauffman, S., Alberch, P., Campbell, J., Goodwin, B., ... & Wolpert, L. (1985). Developmental constraints and evolution: a perspective from the Mountain Lake conference on development and evolution. *Q Rev Biol*, 60(3), 265-287.
- Maynard-Smith, J., & Szathmàry, E. (1995) *The Major Transitions in Evolution*. Oxford: W.H. Freeman.
- Mayr, E. (1961). Cause and Effect in Biology. *Science*, 134, 1501-1506.
- Mayr, E. (1963). *Animal Species and Evolution*. Cambridge, EUA: Harvard University Press.
- Mayr, E. (1973). The Recent Historiography of Genetics. *J Hist Biol*, 6, 125-154.
- Mayr, E. (1982). *The Growth of Biological Thought Diversity, Evolution, and Inheritance*. Cambridge, EUA: Harvard University Press.
- Mayr, E. (1984, 2 de noviembre). The Triumph of the Evolutionary Synthesis. *Times Literary Supplement*, 1261-1262.
- Mayr, E. (1993). What was the evolutionary synthesis? *Trends Ecol Evol*, 8, 31-33.
- Mayr, E. (1997). The Establishment of Evolutionary Biology as a Discrete Biological Discipline. *BioEssays*, 19(3), 263-266.
- Mayr, E. (2001). *What Evolution Is*. Nueva York, EUA: Basic Books.
- Mayr, E. (2004). *What Makes Biology Unique?* Cambridge: Cambridge University Press.
- Mayr, E., & Provine, W. B. (Eds.) (1980). *The Evolutionary Synthesis: Perspectives on the Unification of Biology*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Maze, J. (2009). The effect of developmental variation on hybridization and rarity in Stipoid grasses. *Biosystems*, 95(3), 200-205.
- Mazur, S. (2010). *The Altenberg 16: An Exposé of the Evolution Industry*. Berkeley, EUA: North Atlantic Books.
- McKinney, M.L., & McNamara, K.J. (Eds) (1991). *Heterochrony: The Evolution of Ontogeny*. Nueva York, EUA: Plenum Press.
- McMullin, E. (1987). Scientific Controversy and its Termination. *En* T.H. Engelhardt Jr, & A.L. Caplan (Eds.), *Scientific controversies. Case Studies in the Resolution and Closure of Disputes in Science and Technology* (pp. 49-91). Cambridge: Cambridge University Press.
- Merton, R. K. (1977). *La sociología de la ciencia: investigaciones teóricas y empíricas*. Madrid: Alianza Editorial.
- Mesoudi, A., Blanchet, S., Charmantier, A., Danchin, E., Fogarty, L., Jablonka, E., ... & Pujol, B. (2013). Is non-genetic inheritance just a proximate mechanism? A corroboration of the extended evolutionary synthesis. *Biol Theory*, 7(3), 189-195.
- Millstein, R. L. (2002). Are random drift and natural selection conceptually distinct? *Biol Philos*, 17, 33-53.
- Minelli, A. (2010). Evolutionary Developmental Biology does not offer a significant challenge to the neo-Darwinian paradigm. *En* F. J. Ayala, & R. A. Malden (Eds.), *Contemporary Debates in Philosophy of Biology* (pp. 213-226). Massachusetts, EUA: Wiley.
- Minelli, A., & Pradeu, T (Eds.) (2014). *Towards a Theory of Development*. Oxford: Oxford University Press.
- Mitchell, S. (1992). On Pluralism and Competition in Evolutionary Explanations. *Amer Zool*, 32, 135-144.
- Mitchell, S. D. (2003). *Biological Complexity and Integrative Pluralism*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Mitroff, I. (1974). Norms and Counter-Norms in a Select Group of the Apollo Moon Scientists: A Case Study of the Ambivalence of Scientists. *Am Sociol Rev*, 39(4), 579-595.
- Moczek, A. P. (2012). The nature of nurture and the future of evodevo: toward a theory of developmental evolution. *Integr Comp Biol*, 52(1), 108-119.
- Moczek, A. P. (2019). An evolutionary biology for the 21st century. *En* G. Fusco (Ed.), *Perspectives on Evolutionary and Developmental Biology. Essays for Alessandro Minelli* (pp. 23-27). Padua, Italia: Padova University Press.

- Moczek, A. P., Sultan, S., Foster, S., Ledón-Rettig, C., Dworkin, I., Nijhout, H. F., ... & Pfennig, D. W. (2011). The role of developmental plasticity in evolutionary innovation. *Proc R Soc Lond B Biol Sci*, 278(1719), 2705–2713.
- Monod, J. (1970). *Le Hasard et La Nécessité. Essai sur la Philosophie Naturelle de la Biologie Moderne*. Paris: Éditions du Seuil.
- Moore, J. (1991). Deconstructing Darwinism: The Politics of Evolution in the 1860s. *J Hist Biol*, 24, 353–408.
- Moss, L. (2003). *What Genes Can't Do*. Cambridge, EUA: The MIT Press.
- Moulines, C.U. (2011). ¿Qué hacer en filosofía de la ciencia? Una alternativa en catorce puntos. Ciudad de México: Ediciones Coyoacán.
- Müller, G. (1984). Evolutionäre Entwicklungsbiologie: Grundlagen einer neuen Synthese. En W. Wieser (Ed.), *Die Evolution der Evolutionstheorie: Von Darwin zur DNA* (pp. 150–193). Heidelberg, Alemania: Spektrum Akademischer Verlag.
- Müller, G.B. (1989). Developmental mechanisms at the origin of morphological novelty: A side-effect hypothesis. En M. H. Nitecki (Ed.), *Evolutionary Innovations* (pp. 99–130). Chicago, EUA: University of Chicago Press.
- Müller, G. B. (1991). Experimental strategies in evolutionary embryology. *Amer Zool*, 31(4), 605–615.
- Müller, G. B. (1997). The return of homology. *J Evol Biol*, 10, 821–822.
- Müller, G. B. (2005). Evolutionary developmental biology. En F. M. Wuketits, & F. J. Ayala (Eds.), *Handbook of Evolution* (pp. 87–115). Weinheim, Alemania: Wiley.
- Müller, G. B. (2006). Rupert Riedl's Path of Cognition. *Biol Theory*, 1(2), 188–190.
- Müller, G.B. (2007a). Evo-devo: extending the evolutionary synthesis. *Nat Rev Genet*, 8, 943–949.
- Müller, G.B. (2007b). Six memos for Evo-Devo. En M.D. Laubichler, & J. Maienschein (Eds.), *From Embryology to Evo-Devo: A History of Developmental Evolution* (pp. 499–524). Cambridge: The MIT Press.
- Müller, G.B. (2007c). Where EvoDevo goes beyond the Modern Synthesis. En J. Dupré (Presidencia). *What Happened to Evolution after the Synthesis? Mesa llevada a cabo en la reunion de la Sociedad Internacional de Historia, Filosofía y Estudios Sociales de la Biología*, Universidad de Exeter, Inglaterra.
- Müller, G.B. (2010). Epigenetic Innovation. En M. Pigliucci, & G.B. Müller (Eds.), *Evolution: The Extended Synthesis* (pp. 307–332). Boston, EUA: The MIT Press.
- Müller, G.B. (2014). EvoDevo shapes the Extended Synthesis. *Biol Theory*, 9, 119–121.
- Müller, G.B. (2015). Liberté, Egalité, Modularité: In Memory of Werner Callebaut (1952–2014). *Biol Theory*, 10(1), 1–4.
- Müller, G.B. (Ed.) (2017a). *Vivarium. Experimental, Quantitative, and Theoretical Biology at Vienna's Biologische Versuchsanstalt*. Cambridge, EUA: The MIT Press.
- Müller, G. B. (2017b). Why an extended evolutionary synthesis is necessary. *Interface focus*, 7(5), 20170015 doi:10.1098/rsfs.2017.0015.
- Müller, G.B. (2017c). The Substance of Form: Hans Przibram's Quest for Biological Experiment, Quantification, and Theory. En G.B. Müller (Ed.), *Vivarium. Experimental, Quantitative, and Theoretical Biology at Vienna's Biologische Versuchsanstalt* (pp. 135–163). Cambridge, EUA: The MIT Press.
- Müller, G.B. (2017d). Biologische Versuchsanstalt: An Experiment in the Experimental Sciences. En G.B. Müller (Ed.), *Vivarium. Experimental, Quantitative, and Theoretical Biology at Vienna's Biologische Versuchsanstalt* (pp. 3–18). Cambridge, EUA: The MIT Press.
- Müller, G. B. (2019). Evo-devo's challenges to the Modern Synthesis. En G. Fusco (Ed.), *Perspectives on Evolutionary and Developmental Biology. Essays for Alessandro Minelli* (pp. 29–39). Padua, Italia: Padova University Press.
- Müller, G. B., & Alberch, P. (1990). Ontogeny of the limb skeleton in *Alligator mississippiensis*: developmental invariance and change in the evolution of archosaur limbs. *J Morphol*, 203(2), 151–164.
- Müller, G. B., & Wagner, G. P. (1991). Novelty in evolution: restructuring the concept. *Ann Rev Ecol Syst*, 22(1), 229–256.
- Müller, G.B., Newman, S. A. (Eds.) (2003a). *Origination of Organismal Form: Beyond the Gene in Developmental and Evolutionary Biology*. Cambridge, EUA: The MIT Press.

- Müller, G.B., Newman, S. A. (2003b). Origination of Organismal Form: The Forgotten Cause in Evolutionary Theory. *En* G. B. Müller, & S. A. Newman (Eds.), *Origination of Organismal Form: Beyond the Gene in Developmental and Evolutionary Biology* (pp. 3–10). Cambridge, EUA: The MIT Press.
- Murguía Lores, A. (2016). Injusticias epistémicas y teoría social. *Dilemata*, 8(22), 1–19.
- Needham, J. (1925). Mechanistic biology and the religious consequences. *En* J. Needham (Ed.), *Science, religion and reality* (pp. 219–258). Nueva York, EUA: The Macmillan Company.
- Needham, J. (1928). Organicism in Biology. *J Philos Stud*, 3(9), 29–40.
- Needham, J. (1930). *The Sceptical Biologist*. Nueva York, EUA: W.W. Norton & Co.
- Needham, J. (1936). *Order and Life*. New Haven, EUA: Yale University Press.
- Needham, J. (1937). *Integrative Levels: A Revaluation of the Idea of Progress*. Oxford: Clarendon Press.
- Needham, J. (1991 [1952]). *Science and Civilization in China*. Volume 2. *History of Scientific Thought*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Nespolo, R. F. (2010) Is the evolutionary theory still useful? A review with examples. *Rev Chil Hist Nat*, 83, 479–495.
- Newman, S.A. (2003). From physics to development: the evolution of morphogenetic mechanisms. *En* G. B. Müller, & S. A. Newman (Eds.), *Origination of Organismal Form: Beyond the Gene in Developmental and Evolutionary Biology* (pp. 221–239). Cambridge, EUA: The MIT Press.
- Newman, S. A. (2010). Dynamical Patterning Modules. *En* M. Pigliucci, & G.B. Müller (Eds.), *Evolution: The Extended Synthesis* (pp. 281–306). Boston, EUA: The MIT Press.
- Newman, S. A. (2011). Complexity in Organismal Evolution. *En* C. Hooker (Ed.), *Philosophy of Complex Systems* (pp. 335–354). Gran Bretaña: North-Holland.
- Newman, S. A., & Müller, G. B. (2000). Epigenetic mechanisms of character origination. *J Exp Zool*, 288(4), 304–317.
- Newman, S. A., & Bhat, R. (2008). Dynamical patterning modules: physico-genetic determinants of morphological development and evolution. *Phys Biol*, 5(1), 015008 doi: 10.1088/1478-3975/5/1/015008.
- Nicholson, D. J. (2013). Organisms ≠ machines. *Stud Hist Philos Biol Biomed Sci*, 44, 669–678.
- Nicholson, D. J. (2014a). The return of the organism as a fundamental explanatory concept in biology. *Philos Compass*, 9(5), 347–359.
- Nicholson, D.J. (2014b). The machine conception of the organism in development and evolution: A critical analysis. *Stud Hist Philos Biol Biomed Sci*, 48, 162–174.
- Nicholson, D.J. (2018). Reconceptualizing the Organism: From Complex Machine to Flowing Stream. *En* D. J. Nicholson, & J. Dupré (Eds.), *Everything Flows: Towards a Processual Philosophy of Biology* (pp. 139–166). Oxford: Oxford University Press.
- Nicholson, D.J., & Gawne, R. (2014). Rethinking Woodger’s Legacy in the Philosophy of Biology. *J Hist Biol*, 47, 243–292.
- Nicholson, D. J., & Gawne, R. (2015). Neither logical empiricism nor vitalism, but organicism: what the philosophy of biology was. *Hist Philos Life Sci*, 37(4), 345–381.
- Nicholson, D. J., & Dupré, J. (Eds.), (2018). *Everything flows. Towards a processual philosophy of biology*. Oxford: Oxford University Press.
- Nickelsen, K. (2017). Growth, Development, and Regeneration: Plant Biology in Vienna around 1900. *En* G.B. Müller (Ed.), *Vivarium. Experimental, Quantitative, and Theoretical Biology at Vienna’s Biologische Versuchsanstalt* (pp. 165–187). Cambridge, EUA: The MIT Press.
- Nicoglou, A. (2015). The evolution of phenotypic plasticity: Genealogy of a debate in genetics. *Stud Hist Philos Biol Biomed Sci*, 50, 67–76.
- Nicoglou, A. (2018). The Concept of Plasticity in the History of the Nature-Nurture Debate in the Early Twentieth Century. *En* M. Meloni, J. Cromby, D. Fitzgerald, & S. Lloyd (Eds), *The Palgrave Handbook of Biology and Society* (pp. 97–122). Londres: Springer Nature.
- Nieves-Delgado, A. (2018). Science, Politics and the Production of Biological Knowledge: New Trends and Old Challenges. *J Gen Philos Sci*, 49(3), 467–473.
- Nijhout, H. F., Wray, G. A., Claire, K., & Teragawa, C. K. (1986). Ontogeny, phylogeny and evolution of form: an algorithmic approach. *Syst Zool*, 35(4), 445–457.
- Noble, D. (2006). *The Music of Life: Biology Beyond Genes*. Oxford: Oxford University Press.
- Noble, D. (2011). Neo-Darwinism, the Modern Synthesis and selfish genes: are they of use in physiology? *J Physiol*, 589, 1007–1015.

- Noble, D. (2013). Physiology is rocking the foundations of evolutionary biology. *Exp Physiol*, 98(8), 1235–1243.
- Noble, D. (2015). Evolution beyond neo-Darwinism: a new conceptual framework. *J Exp Biol*, 218(1), 7–13.
- Noble, D., Jablonka, E., Joyner, M.J., Müller, G.B., Omholt, S.W. (2014). Evolution evolves: physiology returns to centre stage. *J Physiol*, 592, 2237–2244.
- Nowak, M.A. (2006). *Evolutionary Dynamics: Exploring the Equations of Life*. Cambridge, EUA: Harvard University Press.
- Nowak, M. A., Tarnita, C. E., & Wilson, E. O. (2010). The evolution of eusociality. *Nature*, 466, 1057–1062.
- Nowak, M. A., & Highfield, R. (2011). *SuperCooperators: Altruism, Evolution, and Why We Need Each Other to Succeed*. Nueva York, EUA: Free Press.
- Nowotny, H. (1975). Controversies in Science: Remarks on the Different Modes of Production of Knowledge and Their Use. *Zeitschrift für Soziologie*, 4(1), 34–45.
- Numbers, R.L. (2006). *The Creationists: From Scientific Creationism to Intelligent Design*. Cambridge, EUA: Harvard University Press.
- Nuño de la Rosa, L. (2013). El problema de la función en Evo-Devo. *Contrastes*, 18, 187–199.
- Nuño de la Rosa, L. (2014). On the possible, the conceivable, and the actual in evolutionary theory. *Biol Theory*, 9, 221–228.
- Nuño de la Rosa, L. (2017). Computing the extended synthesis: mapping the dynamics and conceptual structure of evolvability research front. *J Exp Zool B Mol Dev Evol*, 328, 395–411.
- Nuño de La Rosa, L., & Etxeberria, A. (2010). ¿Fue Darwin el «Newton de la brizna de hierba»? La herencia de Kant en la teoría darwinista de la evolución. *Endoxa*, 1(24), 185–216.
- Ochoa, C. (2017). *El eclipse del antidarwinismo. La historia detrás de la Síntesis Moderna*. Ciudad de México: Centro de Estudios Filosóficos, Políticos y Sociales Vicente Lombardo Toledano.
- Ochoa, C., & Barahona, A. (2014). *El Jano de la morfología: de la homología a la homoplasia, historia, debates y evolución*. Ciudad de México: Centro de Estudios Filosóficos, Políticos y Sociales Vicente Lombardo Toledano.
- Ochoa, C., & Barahona, A. (2018). La revolución no-darwiniana: ¿es darwiniana la extensión de la Síntesis Moderna? En J. Muñoz J (Ed.), *La biología evolutiva contemporánea: ¿una revolución más en la ciencia?* (pp.71–94). Ciudad de México: Centro de Investigaciones Interdisciplinarias en Ciencias y Humanidades, UNAM.
- Odling-Smee, F.J. (1987). *Evolution at a Crossroads: The New Biology and the New Philosophy of Science*. Edited by David J. Depew & Bruce H. Weber. Cambridge, Massachusetts: The MIT Press. xv + 267 pp. \$25. *J Soc Biol Struct*, 10(3), 327–328.
- Odling-Smee, F.J. (1988). Niche-constructing Phenotypes. En H.C. Plotkin (Ed.), *The Role of Behavior in Evolution* (pp. 73–132). Cambridge, EUA: The MIT Press.
- Odling-Smee, F.J. (1994). Niche Construction, Evolution and Culture. En T. Ingold (Ed.), *Companion Encyclopedia of Anthropology* (pp.162–196). Londres, Inglaterra: Routledge.
- Odling-Smee, F.J. (2009). Niche Construction in Evolution, Ecosystems and Developmental Biology. En A. Barberousse, M. Morange, & T. Pradeu (Eds.), *Mapping The Future of Biology* (pp. 69–91). Nueva York, EUA: Springer.
- Odling-Smee, F. J. (2010). Niche Inheritance. En M. Pigliucci, & G.B. Müller (Eds.), *Evolution: The Extended Synthesis* (pp. 175–207). Boston, EUA: The MIT Press.
- Odling-Smee, F.J., & Plotkin, H.C. (1984). Evolution: Its Levels and Its Units. *Behav Brain Sci*, 7, 318–320.
- Odling-Smee, F.J., Laland, K.N., & Feldman, M.W. (1996). Niche Construction. *Am Nat*, 147, 641–64.
- Odling-Smee, F.J., Laland, K.N., & Feldman, M.W. (2003). *Niche Construction: The Neglected Process in Evolution*. Princeton: Princeton University Press.
- Odling-Smee, J., & Laland, K.N. (2011). Ecological Inheritance and Cultural Inheritance: What Are They and How Do They Differ? *Biol Theory*, 6, 220–230.
- Odling-Smee, J., Erwin, D.H., Palkovacs, E.P., Feldman, M.W., Laland, K.N. (2013). Niche construction theory: a practical guide for ecologists. *Q Rev Biol*, 88, 4–28.
- Okasha, S. (2006). *Evolution and the Levels of Selection*. Oxford: Oxford University Press.
- Okasha, S. (2011). Emergence, hierarchy and top-down causation in evolutionary biology. *Interface Focus*, 2, 49–54.
- Olby, R. C. (1974). *The Path to the Double Helix: The Discovery of DNA*. Seattle, EUA: University of Washington Press.

- Olson, M. E. (2019). Spandrels and trait delimitation: No such thing as “architectural constraint”. *Evol Dev*, 21(29), 59–71.
- O’Neill, R.V., DeAngelis, D.L., Waide, J.B., & Allen, T.F.H. (1986). *A Hierarchical Concept of Ecosystems*. Princeton, EUA: Princeton University Press.
- Oppenheim, P., & Putnam, H. (1958). The unity of science as a working hypothesis. *En* H. Feigl, M. Scriven, & G. Maxwell (Eds.), *Minnesota studies in the philosophy of science*, Vol. 2 (pp. 3–36). Minneapolis, EUA: University of Minnesota Press.
- Orzack, S. (1981). The Evolutionary Synthesis Is Only Partly Wright. *Paleobiology*, 7, 128–131.
- Ostachuk, A. (2013). El *Umwelt* de Uexküll y de Merleau-Ponty. *Ludus Vitalis*, XXI (39), 45–65.
- Otte, D., & Endler, J. A. (Eds.) (1989). *Speciation and its Consequences*. Sunderland, MA: Sinauer.
- Oyama, S. (2000a). *The Ontogeny of Information. Developmental Systems and Evolution*, 2ª edición. Durham: Duke University Press.
- Oyama, S. (2000b). *Evolution’s Eye*. Durham, EUA: Duke University Press.
- Oyama, S. (2009). Friends, Neighbors, and Boundaries. *Ecol Psychol*, 21, 147–154.
- Oyama, S., Griffiths, P.E., & Gray, R.D. (Eds.) (2001). *Cycles of Contingency: Developmental Systems and Evolution*. Cambridge, EUA: MIT Press.
- Palma, H. (2015). Origen, actualidad y prospectiva de la filosofía de la biología. *CTS*, 28, 123–140.
- Pancaldi, G. (1991). *Darwin in Italy: Science Across Cultural Frontiers*. Bloomington, EUA: Indiana University Press.
- Patten, B.C. (1982). Environments: Relativistic elementary particles of ecology. *Am Nat*, 110, 179–219.
- Patten, B.C., & Auble, G.T. (1980). Systems Approach to the Concept of Niche. *Synthese*, 43, 155–181.
- Pavličev, M., & Wagner, G.P. (2012). A model of developmental evolution: selection, pleiotropy and compensation. *Trends Ecol Evol*, 27, 316– 322.
- Pearl, R. (1924). *Biologia Generalis*. *Science*, 60(1558), 424.
- Peirson, B. R. (2015). Plasticity, stability, and yield: the origins of Anthony David Bradshaw’s model of adaptive phenotypic plasticity. *Stud Hist Philos Biol Biomed Sci*, 50, 51–66.
- Pennisi, E. (2008). Modernizing the Modern Synthesis. *Science*, 321(5886), 196–197.
- Pennisi, E. (2016). Templeton grant funds evolution rethink. *Science*, 352, 394–395.
- Pepper, J. W., & Herron, M. D. (2008). Does biology need an organism concept? *Biol Rev Camb Philos Soc*, 83(4), 621–627.
- Pérez, J. E., Alfonsi, C., & Muñoz, C. (2010). Towards a new evolutionary theory. *Interciencia*, 35(11), 862–868.
- Peter, I.S., & Davidson, E.H. (2011). Evolution of gene regulatory networks controlling body plan development. *Cell*, 144, 970–985.
- Peterson, E. L. (2011). The excluded philosophy of evo-devo? Revisiting Waddington’s failed attempt to embed Alfred North Whitehead’s ‘organicism’ in evolutionary biology. *Hist Philos Life Sci*, 33, 301–332
- Peterson, E. L. (2014). The conquest of vitalism or the eclipse of organicism? The 1930s Cambridge organizer project and the social network of mid-twentieth-century biology. *Br J Hist Sci*, 47, 281–304.
- Peterson, E. L. (2016). *The Life Organic: The Theoretical Biology Club and the Roots of Epigenetics*. Pittsburgh, EUA: University of Pittsburgh Press.
- Pfennig, D. W., Wund, M. A., Snell-Rood, E. C., Cruickshank, T., Schlichting, C. D., & Moczek, A. P. (2010). Phenotypic plasticity’s impacts on diversification and speciation. *Trends Ecol Evol*, 25(8), 459–467
- Pievani, T. (2012). An Evolving Research Programme: The Structure of Evolutionary Theory from a Lakatosian Perspective. *En* A. Fasolo A (Ed.), *The Theory of Evolution and Its Impact* (pp 211–228). Italia: Springer-Verlag.
- Pievani, T. (2016a). How to Rethink Evolutionary Theory: A Plurality of Evolutionary Patterns. *Evol Biol*, 43(4), 446–455.
- Pievani, T. (2016b). Hierarchy Theory and the Extended Synthesis Debate. *En* N. Eldredge, T. Pievani, E.M. Serrelli, & I. Tëmkin (Eds.), *Evolutionary Theory: A Hierarchical Perspective* (pp. 351–364). Chicago, EUA: University of Chicago Press.
- Pievani, T., & Serrelli, E. (2013). Bucket thinking: the future framework for evolutionary explanation. *Contrastes*, 18, 389–405.
- Pigliucci, M. (1993). Plasticity versus genetics? *Trends Ecol Evol*, 8(10), 379.

- Pigliucci, M. (1994). *Developmental and adult phenotypic plasticity in plants: Environmentally induced changes in character correlations and effects on fitness* (Tesis doctoral). Universidad de Connecticut, Estados Unidos de América.
- Pigliucci, M. (1996). How organisms respond to environmental changes: from phenotypes to molecules (and vice versa). *Trends Ecol Evol*, 11(4), 168–173.
- Pigliucci, M. (1997). Ontogenetic phenotypic plasticity during the reproductive phase in *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae). *Am J Bot*, 84(7), 887–895.
- Pigliucci, M. (1998a). Developmental phenotypic plasticity: Where internal programming meets the external environment. *Curr Opin Plant Biol*, 1(1), 87–91.
- Pigliucci, M. (1998b). Ecological and evolutionary genetics of *Arabidopsis*. *Trends Plant Sci*, 3(12), 485–489.
- Pigliucci, M. (2001a). *Phenotypic Plasticity: Beyond Nature and Nurture*. Baltimore, EUA: The John Hopkins University Press.
- Pigliucci, M. (2002a). Beyond Nature versus Nurture. *Philos Mag*, 19, 20–21.
- Pigliucci, M. (2002b). Developmental genetics: buffer zone. *Nature*, 417(6889), 598–599.
- Pigliucci, M. (2003a). Nature via Nurture. *Nat Genet*, 35(3), 199–200.
- Pigliucci, M. (2003b). From molecules to phenotypes? –The promise and limits of integrative biology. *Basic Appl Ecol*, 4(4), 297–306.
- Pigliucci, M. (2003c). The New Evolutionary Synthesis: around the corner, or impossible chimaera? *Q Rev Biol*, 78(4), 449–453.
- Pigliucci, M. (2003d). *Dangerous Habits: Examining the Philosophical Baggage of Biological Research* (tesis doctoral). Universidad de Tennessee, Estados Unidos de América.
- Pigliucci, M. (2003e). Species as family resemblance concepts: the (dis-)solution of the species problem? *BioEssays*, 25(6), 596–602.
- Pigliucci, M. (2004a). Studying the Plasticity of Phenotypic Integration in a Model Organism. En M. Pigliucci, & K. Preston (Eds.), *Phenotypic Integration: Studying the Ecology and Evolution of Complex Phenotypes* (pp. 155–175). Oxford: Oxford University Press.
- Pigliucci, M. (2004b). Beyond the gene, almost. *BioScience*, 54(6), 591–594.
- Pigliucci, M. (2005a). Expanding evolution. *Nature*, 435(7042), 565–566.
- Pigliucci, M. (2005b). Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now? *Trends Ecol Evo*, 20(9), 481–486.
- Pigliucci, M. (2006a). Genetic variance–covariance matrices: a critique of the evolutionary quantitative genetics research program. *Biol Philos*, 21(1), 1–23.
- Pigliucci, M. (2006b). Evolutionary Biology: Puzzle Solving or Paradigm Shifting? *Q Rev Biol*, 81(4), 377–379.
- Pigliucci, M. (2007a). Do we need an extended evolutionary synthesis? *Evolution*, 61, 2743–2749.
- Pigliucci, M. (2007b). Postgenomic Musings. *Science*, 317, 1172–1173.
- Pigliucci, M. (2007c). The (almost) forgotten phenotype. En J. Dupré (Presidencia). *What Happened to Evolution after the Synthesis?* Mesa llevada a cabo en la reunion de la Sociedad Internacional de Historia, Filosofía y Estudios Sociales de la Biología, Exeter, Inglaterra.
- Pigliucci, M. (2008a). What, if anything, is an evolutionary novelty? *Philos Sci*, 75, 887–898.
- Pigliucci, M. (2008b). Is evolvability evolvable? *Nat Rev Genet*, 9(1), 75–82.
- Pigliucci, M. (2008c). Sewall Wright’s adaptive landscapes: 1932 vs. 1988. *Biol Philos*, 23(5), 591–603.
- Pigliucci, M. (2008d). Down with natural selection? *Perspect Biol Med*, 52(1), 134–140.
- Pigliucci, M. (2008e). The proper role of population genetics in modern evolutionary theory. *Biol Theory*, 3(4), 316–324.
- Pigliucci, M. (2009a). An extended synthesis for evolutionary biology. *Ann N Y Acad Sci*, 1168, 218–228.
- Pigliucci, M. (2009b). Logophobia. *EMBO Rep*, 10 (10), 1068.
- Pigliucci, M. (2009d). Four Million Years in a Thousand Pages. *Bioscience*, 59(8), 706–707.
- Pigliucci, M. (2010a). *Nonsense on Stilts: How to Tell Science from Bunk*. Chicago, EUA: University of Chicago Press.
- Pigliucci, M. (2010b). Phenotypic Plasticity. En M. Pigliucci, & G.B. Müller (Eds.), *Evolution: The Extended Synthesis* (pp. 355–378). Boston, EUA: The MIT Press.
- Pigliucci, M. (2012a). *Answers for Aristotle. How Science and Philosophy Can Lead Us to a More Meaningful Life*. Nueva York, EUA: Basic Books.

- Pigliucci, M. (2012b). Biology's last paradigm shift. The transition from natural theology to Darwinism. *Paradigmi*, 3, 45–58.
- Pigliucci, M. (2013). The Nature of Evolutionary Biology: At the Borderlands between Historical and Experimental Science. En K. Kampourakis (Ed.), *The Philosophy of Biology: A Companion for Educators* (pp. 87–100). Dordrecht, Holanda: Springer.
- Pigliucci, M. (2017a). *How to be a Stoic. Using Ancient Philosophy to Live a Modern Life*. Nueva York, EUA: Basic Books.
- Pigliucci, M. (2017b). Darwinism after the Modern Synthesis. En R. G. Delisle (Ed.), *The Darwinian Tradition in Context. Research Programs in Evolutionary Biology* (pp. 98–103). Cham, Suiza: Springer International Publishing.
- Pigliucci, M., & Schlichting, C.D. (1995). Ontogenetic reaction norms in *Lobelia siphilitica* (Lobeliaceae): response to shading. *Ecology*, 76(7), 2134–2144.
- Pigliucci, M., & Schlichting, C.D. (1996). Reaction norms of *Arabidopsis* IV. Relationships between plasticity and fitness. *Heredity*, 76, 427–436.
- Pigliucci, M., Schlichting, C.D., Jones, C.S., & Schwenk, K. (1996). Developmental reaction norms: the interactions among allometry, ontogeny and plasticity. *Plant Species Biol*, 11, 69–85.
- Pigliucci, M., & Schlichting, C. D. (1997). On the limits of quantitative genetics for the study of phenotypic evolution. *Acta Biotheor*, 45(2), 143–160.
- Pigliucci, M., & Murren, C. J. (2003). Perspective: genetic assimilation and a possible evolutionary paradox: can macroevolution sometimes be so fast as to pass us by? *Evolution*, 57(7), 1455–1464.
- Pigliucci, M., Murren, C. J., & Schlichting, C. D. (2006). Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation. *J Exp Biol*, 209(12), 2362–2367.
- Pigliucci, M., & Kaplan, J. (2006). *Making Sense of Evolution. The Conceptual Foundations of Evolutionary Biology*. Chicago, EUA: University of Chicago Press.
- Pigliucci, M., & Müller, G.B. (Eds.) (2010a). *Evolution: The Extended Synthesis*. Boston, EUA: The MIT Press.
- Pigliucci, M., & Müller, G.B. (2010b). Elements of an Extended Evolutionary Synthesis. En M. Pigliucci, & G.B. Müller (Eds.), *Evolution: The Extended Synthesis* (pp. 3–17). Boston, EUA: The MIT Press.
- Pigliucci, M., & Müller, G. B. (2010c). Foreword. En J. Huxley, *Evolution: The Modern Synthesis—The Definitive Edition* (pp. 1–8). Boston, EUA: The MIT Press.
- Pigliucci, M., & Finkelman, L. (2014). The Extended (Evolutionary) Synthesis Debate: Where Science Meets Philosophy. *BioScience*, 64, 511–516.
- Platnick, N.I., & Rosen, D. E. (1987). Popper and Evolutionary Novelties. *Hist Phil Life Sci*, 9, 5–16.
- Plotkin, H.C. (1982). Preface. En H.C. Plotkin (Ed.), *Learning, Development and Culture: Essays in Evolutionary Epistemology*. Nueva York, EUA: John Wiley & Sons.
- Plotkin, H.C. (1988). Behavior and Evolution. En H.C. Plotkin (Ed.), *The Role of Behavior in Evolution* (pp. 1–17). Cambridge, EUA: The MIT Press.
- Plotkin, H.C. & Odling-Smee, F.J. (1979). Learning, Change, and Evolution: An Enquiry into the Teleonomy of Learning. *Adv Study Behav*, 10, 1–41.
- Plotkin, H.C., & Odling-Smee, F.J. (1981a). A multiple-level model of evolution and its implications for sociobiology. *Behav Brain Sci*, 4, 225–235.
- Plotkin, H.C., & Odling-Smee, F.J. (1981b). Possible mechanisms for a multiple-level model of evolution. *Behav Brain Sci*, 4, 257–265.
- Plutynski, A. (2008), Explaining how and explaining why: developmental and evolutionary explanations of dominance. *Biol Philos*, 23, 363–381.
- Pollard, J. W. (Ed.) (1984). *Evolutionary Theory: Paths into the Future*. Londres: John Wiley & Sons Ltd.
- Popper, K. R., & Eccles, J. C. (1977). *The Self and Its Brain: An Argument for Interactionism*. Berlín: Springer International.
- Post, H. R. (1971). Correspondence, Invariance and Heuristics. *Stud Hist Philos Sci*, 2, 213–255.
- Poulton, E. B. (1909). *Fifty years of Darwinism; Modern Aspects of Evolution. Centennial Addresses in Honor of Charles Darwin before the American Association of Science, Baltimore, Friday, January 1, 1909*. Nueva York, EUA: Henry Holt and Company.
- Pouvreau, D., & Drack, M. (2007). On the history of Ludwig von Bertalanffy's "General Systemology", and on its relationship to cybernetics: Part I: elements on the origins and genesis of Ludwig von Bertalanffy's "General Systemology". *Int J Neural Syst*, 36(3), 281–337.
- Pradeu, T. (2010). The organism in developmental systems theory. *Biol Theory*, 5(3), 216–222.

- Pradeu, T., Laplane, L., Prévot, K., Hoguet, T., Reynaud, V., Fusco, G., Minelli, A., Orgogozo, V., & Vervoort, M. (2016). Defining “Development”. *Curr Top Dev Biol*, 117, 171–183.
- Prenant, M. (1938). *Biology and Marxism*. Londres: Lawrence and Wishart.
- Princehouse, P. (2009). Punctuated equilibria and speciation. What does it mean to be a Darwinian? *En D. Sepkowski, & M. Ruse (Eds.), The Paleobiological Revolution: Essays on the Growth of Modern Paleontology* (pp. 149–175). Chicago, EUA: University of Chicago Press.
- Provine, W. B. (1971). *The Origins of Theoretical Population Genetics*. Chicago, EUA: University of Chicago Press.
- Purugganan, M. (2010). Complexities in Genome Structure and Evolution. *En M. Pigliucci, & G.B. Müller (Eds.), Evolution: The Extended Synthesis* (pp. 117–134). Boston, EUA: The MIT Press.
- Quine, W. V. (1975). On Empirically Equivalent Systems of the World. *Erkenntnis*, 9, 313–328.
- Quintero-Toro, C. (2012). *Birds of Empire, Birds of Nation: A History of Science, Economy and Conservation in United States-Colombia Relations*. Bogotá, Colombia: Ediciones Uniandes.
- Raff, R. A. (1996). *The Shape of Life: Genes, Development, and the Evolution of Animal Form*. Chicago, EUA: University of Chicago Press.
- Raj, K. (2013). Beyond postcolonialism... and postpositivism: circulation and the global history of science. *Isis*, 104(2), 337–347.
- Ramírez-Goicoechea, E. (2013). Life-in-the-Making: Epigenesis, Biocultural Environments and Human Becomings. *En T. Ingold, & G. Palsson (Eds.), Biosocial Becomings: Integrating Social and Biological Anthropology* (pp. 59–83). Cambridge: Cambridge University Press.
- Raup, D.M., Gould, S.J., Schopf, T.J.M., & Simberloff, D.S. (1973). Stochastic models of phylogeny and the evolution of diversity. *J Geol*, 81, 525–542.
- Raup, D.M., & Gould, S.J. (1974). Stochastic simulation and evolution of morphology— towards a nomothetic paleontology. *Syst Zool*, 23, 305–322.
- Reid, R. G. B. (1985). *Evolutionary Theory: The Unfinished Synthesis*. Ithaca, EUA: Cornell University Press.
- Reif, W. E., Junker, T., & Hoßfeld, U. (2000). The synthetic theory of evolution: general problems and the German contribution to the synthesis. *Theor Biosci*, 119(1), 41–91.
- Reiss, J. O., Burke, A. C., Archer, C., De Renzi, M., Dopazo, H., Etxeberria, A., ... & Rasskin-Gutman, D. (2008). Pere Alberch: Originator of EvoDevo. *Biol Theory*, 3(4), 351–356.
- Reiss, J.O. (2012). Footnotes to the Synthesis? *Metascience*, 21, 163–166.
- Reiß, C. (2007). No Evolution, No Heredity, Just Development—Julius Schaxel and the End of the EvoDevo Agenda in Jena, 1906–1933: A Case Study. *Theor Biosci*, 126, 55–164
- Reydon, T. A. C. (2011). Roger Sansom and Robert N. Brandon (eds.): *Integrating Evolution and Development: From Theory to Practice*. *Acta Biotheor*, 59, 81–86.
- Rheinberger, H.J. (1997). *Toward a History of Epistemic Things: Synthesizing proteins in the test tube*. Stanford, EUA: Stanford University Press.
- Rheinberger, H. J., & Müller-Wille, S. (2017). *The Gene: From Genetics to Postgenomics*. Chicago, EUA: The University of Chicago Press.
- Richards, R.J. (1987). *Darwin and the Emergence of Evolutionary Theories of Mind and Behavior*. Chicago, EUA: University of Chicago Press.
- Richards, R. (2002). *The Romantic Conception of Life: Science and Philosophy in the Age of Goethe*. Chicago, EUA: University of Chicago Press.
- Ridley, M. (1985). More Darwinian Detractors. *Nature*, 318, 124–126.
- Riedl, R. (1977). A systems-analytical approach to macro-evolutionary phenomena. *Q Rev Biol*, 52(4), 351–370.
- Riedl, R. (1978). *Order in Living Organisms: A Systems Analysis of Evolution*. Nueva York, EUA: Wiley.
- Riedl, R. (2000). *Strukturen der Komplexität. Eine Morphologie des Erkennens und Erklärens*. Berlin, Alemania: Springer.
- Rieppel, O. (2009). Hennig’s enkaptic system. *Cladistics*, 25, 311–317.
- Rieppel, O. (2016). *Phylogenetic Systematics: Haeckel to Hennig*. Boca Raton, EUA: CRC Press.
- Riska, B. (1989). Composite traits, selection response, and evolution. *Evolution*, 43(6), 1172–1191.
- Robert, J.S. (2002). How developmental is evolutionary developmental biology? *Biol Philos*, 17, 591–611.
- Robinson, S. (2018). *Epigenetics and Public Policy. The Tangled Web of Science and Politics*. Santa Barbara, EUA: Praeger.

- Rodríguez-Martínez, H. A. (2019). *Un análisis del desacuerdo entre pares y la responsabilidad epistémica* (tesis de maestría). Posgrado en Filosofía, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Roll-Hansen, N. (1984). E.S. Russell and J.H. Woodger: The failure of two twentieth-century opponents of mechanistic biology. *J Hist Biol*, 17(3), 399-428.
- Rollo, C. C. (1995). Phenotypes: their epigenetics, ecology and evolution. Nueva York: Chapman & Hall.
- Rosenberg, A. (1994). *Instrumental Biology, or The Disunity of Science*. Chicago: The University of Chicago Press.
- Rottschaefer, W. (1990). Beyond the Neo-Darwinian Synthesis. *Behav Philos*, 18(2), 79-84.
- Rudge, D. W. (1998). A Bayesian Analysis of Strategies in Evolutionary Biology. *Perspect Sci*, 6, 341-360.
- Rudge, D. W. (2001). Kettlewell from an Error Statistician's Point of View. *Perspect Sci*, 9, 59-77.
- Rudwick, M. J. S. (1985). *The Great Devonian Controversy: The Shaping of Scientific Knowledge among Gentlemanly Specialists*. Chicago, EUA: The University of Chicago.
- Ruse, M. (1979). *The Philosophy of Biology*. Londres: Hutchinson.
- Ruse, M. (1982). *Darwinism Defended: A Guide to Evolution Controversies*. Reading, EUA: Addison-Wesley.
- Ruse, M. (2000). Booknotes 15.3. *Biol Philos*, 15, 465-473.
- Russell, A. F., & Lummaa, V. (2009). Maternal effects in cooperative breeders: from hymenopterans to humans. *Phil Trans R Soc B*, 364(1520), 1143-1167.
- Salthe, S.N. (1975). Problems of Macroevolution (Molecular Evolution, Phenotype Definition, and Canalization) as Seen from a Hierarchical Viewpoint. *Amer Zool*, 15, 295-314.
- Salthe, S.N. (1985). *Evolving Hierarchical Systems: Their Structure and Representation*. Nueva York, EUA: Columbia University Press.
- Sansom, R., & Brandon, R. N. (Eds.) (2007). *Integrating Evolution and Development: From Theory to Practice*. Cambridge, EUA: The MIT Press.
- Sansom, R. (2009). The nature of developmental constraints and the difference-maker argument for externalism. *Biol Philos*, 24, 441-445.
- Sarkar, S. (1999). From the *Reaktionsnorm* to the adaptive norm: the norm of reaction, 1909-1960. *Biol Philos*, 14(2), 235-252.
- Saunders, P.T. (1989). The Evolution of Form and Pattern. *Leonardo*, 22(1), 33-38.
- Scheiner, S. M., & Lyman, R. F. (1989). The genetics of phenotypic plasticity I. Heritability. *J Evol Biol*, 2(2), 95-107.
- Scheiner, S. M., & Lyman, R. F. (1991). The genetics of phenotypic plasticity. II. Response to selection. *J Evol Biol*, 4(1), 23-50.
- Schlichting, C. D. (1986). The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Ann Rev Ecol Syst*, 17(1), 667-693.
- Schlichting, C.D., & Pigliucci, M. (1993). Control of phenotypic plasticity via regulatory genes. *Amer Naturalist*, 142(2), 366-370.
- Schlichting, C.D., & Pigliucci, M. (1995). Gene regulation, quantitative genetics and the evolution of reaction norms. *Ecol Evol*, 9(2), 154-168.
- Schlichting, C.D., & Pigliucci, M. (1998). *Phenotypic Evolution: A Reaction Norm Perspective*. Sunderland, MA: Sinauer.
- Schlichting, C. D., & Wund, M. A. (2014). Phenotypic plasticity and epigenetic marking: an assessment of evidence for genetic accommodation. *Evolution*, 68(3), 656-672.
- Schmalhausen, I. I. (1947). *Factors of Evolution*. Filadelfia, EUA: Blakiston.
- Schoch, R. R. (2010). A fresh look at an early theory of evolution and development: a new translation of Schmalhausen's *Factors of Evolution*. *Acta Zool*, 4(91), 495-496.
- Schoener, T. W. (2011). The newest synthesis: Understanding the interplay of evolutionary and ecological dynamics. *Science*, 331, 426-429.
- Scholl, R., & Pigliucci, M. (2015). The proximate-ultimate distinction and evolutionary developmental biology: causal irrelevance versus explanatory abstraction. *Biol Philos*, 30(5), 653-670.
- Schrey, A. W., Richards, C. L., Meller, V., Sollars, V., & Ruden, D. M. (2012). The Role of Epigenetics in Evolution: The Extended Synthesis. *Genet Res Int* 2012 doi:10.1155/2012/286164.
- Schwartz, J. (1991). Sociobiology and Scientific Reductionism: Redux. *Rev Anthropol*, 19, 271-280.
- Schwartz, J. H. (1999). Homeobox genes, fossils, and the origin of species. *Anat Rec*, 257(1), 15-31.

- Schwartz, J. H. (2007). Was the Modern Synthesis really a synthesis? *En J. Dupré* (Presidencia). What Happened to Evolution after the Synthesis? Mesa llevada a cabo en el 2007 Meeting de la International Society for the History, Philosophy and Social Studies of Biology, Exeter, Inglaterra.
- Scriven, M. (1959). Explanation and Prediction in Evolutionary Theory. *Science*, 130, 477–482.
- Secord, J. (2004). Knowledge in Transit. *Isis*, 95(4), 654–672.
- Seilacher, A., & Gishlick, A.D. (2015). *Morphodynamics*. Florida, EUA: CRC Press.
- Sepkoski, J.J. (1979). A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity. II. Early Phanerozoic families and multiple equilibria. *Paleobiology*, 5, 222–251.
- Sepkoski, D. (2005). Stephen Jay Gould, Jack Sepkoski, and the ‘Quantitative Revolution’ in American Paleobiology. *J Hist Biol*, 38, 209–237.
- Sepkoski, D. (2012). *Rereading the Fossil Record: The Growth of Paleobiology as an Evolutionary Discipline*. Chicago, EUA: University of Chicago Press.
- Serrelli, E., & Gontier, N. (2015). Macroevolutionary Issues and Approaches in Evolutionary Biology. *En E. Serrelli, & N. Gontier* (Eds.), *Macroevolution. Explanation, Interpretation and Evidence* (pp. 1–25). Suiza: Springer International Publishing.
- Servedio, M.R., Brandvain, Y., Dhole, S., Fitzpatrick, C.L., Goldberg, E.E., Stern, C.A., Van Cleve, J., & Yeh, D. J. (2014). Not Just a Theory—The Utility of Mathematical Models in Evolutionary Biology. *PLoS Biol*, 12(12), e1002017 doi: /10.1371/journal.pbio.1002017.
- Shapin, S. (1988). The House of Experiment in Seventeenth-Century England. *Isis*, 79, 373–404.
- Shapiro, J.A. (2011). *Evolution: A View from the 21st Century*. Nueva Jersey, EUA: FT Press.
- Shubin, N., Tabin, C., & Carroll, S. (2009). Deep homology and the origins of evolutionary novelty. *Nature*, 457, 818–823.
- Sidlauskas, B., Ganapathy, G., Hazkani-Covo, E., Jenkins, K.P., Lapp, H., McCall, L.W., Price, S., Scherle, R., Spaeth, P.A., & Kidd, D.M. (2010). Linking big: the continuing promise of evolutionary synthesis. *Evolution*, 64, 871–880.
- Simon, H.A. (1962). The Architecture of Complexity. *Proc Am Philos Soc*, 106, 467–482.
- Simon, H.A. (1969). *The Sciences of the Artificial*. Cambridge, EUA: The MIT Press.
- Simpson, G.G. (1953). *The Major Features of Evolution*. Nueva York, EUA: Columbia University Press.
- Siqueiros, J.M., & Umerez, J. (2007). Grasping the Complexity of Living Systems Through Integrative Levels and Hierarchies. *En C. Gershenson, D. Aerts, & B. Edmonds* (Eds.), *Worldviews, Science and Us. Philosophy and Complexity* (pp. 250–265). Singapore: World Scientific Publishing Co. Pte. Ltd.
- Sivasundaran, S. (2010). Sciences on the Global: On Methods, Questions, and Theory. *Isis*, 101(1), 146–158.
- Skillings, D. (2016). Holobionts and the ecology of organisms: Multi-species communities or integrated individuals? *Biol Philos*, 31(6), 875–892.
- Slack, J.M. (2002). Conrad Hal Waddington: the last Renaissance biologist? *Nat Rev Genet*, 3, 889–895.
- Smocovitis, V. B. (1994). Disciplining evolutionary biology: Ernst Mayr and the founding of the Society for the Study of Evolution (1939–1950). *Evolution*, 48, 1–8.
- Smocovitis, V. B. (1996). *Unifying Biology: The Evolutionary Synthesis and Evolutionary Biology*. Princeton, EUA: Princeton University Press.
- Smocovitis, V. B. (1999). The 1959 Darwin Centennial Celebration in America. *Osiris*, 14, 274–323.
- Smocovitis, V. B. (2007). Ernst Mayr (1904–2005), Darwin of the 20th Century, Defender of the Faith. *Biol Theory*, 2(4), 409–412.
- Smuts, J. C. (1926). *Holism and Evolution*. Londres: Macmillan.
- Sommer, R.J. (2009). The future of Evo-Devo: model systems and evolutionary theory. *Nat Rev Genet*, 10, 416–422.
- Stanley, S. (1975). A Theory of Evolution Above the Species Level. *PNAS*, 72, 646–650.
- Steele, E. J. (1981). *Somatic Selection and Adaptive Evolution: On the Inheritance of Acquired Characters*, 2da edición. Chicago, EUA: University of Chicago Press.
- Stebbins, G. L., & Ayala, F. J. (1981). Is a new evolutionary synthesis necessary? *Science*, 213(4511), 967–971.
- Sterelny, K. (2000). Development, evolution, and adaptation. *Philos Sci*, 67, S369–S387.
- Stoltzfus, A. (2017). Why we don’t want another “Synthesis”. *Biol Direct*, 12, 23 doi: 10.1186/s13062-017-0194-1.
- Stotz, K. (2008). The Ingredients for a Postgenomic Synthesis of Nature and Nurture. *Philos Psychol*, 21(3), 359–381.

- Stotz, K. (2010). Human nature and cognitive-developmental niche construction. *Phenomenol Cogn Sci*, 9, 483–501.
- Stotz, K. (2017). Why developmental niche construction is not selective niche construction: and why it matters. *Interface Focus*, 7, 20160157 doi:10.1098/rsfs.2016.0157.
- SuárezDíaz, E. (2009). Molecular evolution: concepts and the origin of disciplines. *Stud Hist Philos Sci C Stud Hist Philos Biol Biomed Sci*, 40(1), 43–53.
- Suárez-Díaz, E. (2015a). La perspectiva transnacional de la historia de la ciencia. *Ludus Vitalis*, XXIII (43), 59–81.
- Suárez-Díaz, E. (2015b). Una mirada a la historiografía de la ciencia. En E. Torrens, A. Villela, E. Suárez-Díaz, & A. Barahona (Eds.), *La biología desde la historia y la filosofía de la ciencia* (pp. 21–36). Ciudad de México: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Suárez-Díaz, E. (2017). Evolución y moléculas. La *molecularización* de la biología evolutiva en contexto. México: Universidad Nacional Autónoma de México y Centro de Estudios Filosóficos, Políticos y Sociales Vicente Lombardo Toledano.
- Suárez-Díaz, E., & García-Deister, V. (2015). That 70s show: regulation, evolution and development beyond molecular genetics. *Hist Phil Life Sci*, 36(4), 503–524.
- Sultan, S. E. (1992). What has survived of Darwin's theory? Phenotypic plasticity and the neodarwinian legacy. *Evol Trends Plants*, 6, 61–71.
- Sultan, S. (2007). Development in context: the timely emergence of eco-devo. *Trends Ecol Evol*, 22, 575–582.
- Sultan, S. (2015). *Organism and Environment: Ecological development, niche construction, and adaptation*. Oxford: Oxford University Press.
- Suman, F. (2018). An updated evolutionary research programme for the evolution of language. *Topoi*, 37(2), 255–263.
- Svensson, E. I. (2018). On reciprocal causation in the evolutionary process. *Evol Biol*, 45(1), 1–14.
- Takacs, P., & Ruse, M. (2013). The current status of the philosophy of biology. *Sci Educ*, 22(1), 5–48.
- Tamborini, M. (2018). Expanding the History of Natural History. *Hist Stud Nat Sci*, 48(3), 390–401.
- Taschwer, K. (2014). Expelled, burnt, sold, forgotten, and suppressed: The permanent destruction of the Institute for Experimental Biology and its academic staff. En J. Feichtinger, H. Matis, S. Siennell, & H. Uhl (Eds.), *The Academy of Sciences in Vienna 1938 to 1945* (pp. 101–111). Viena, Austria: Austrian Academy of Sciences Press.
- Tëmkin, I., & Eldredge, N. (2015). Networks and Hierarchies: Approaching Complexity in Evolutionary Theory. En E. Serrelli, & N. Gontier (Eds.), *Macroevolution: Explanation, Interpretation, Evidence* (pp. 183–226). Suiza: Springer International Publishing.
- Tëmkin, I., & Serrelli, E. (2016). General Principles of Biological Hierarchical Systems. En N. Eldredge, T. Pievani, E.M. Serrelli, & I. Tëmkin (Eds.), *Evolutionary Theory: A Hierarchical Perspective* (pp. 19–25). Chicago, EUA: University of Chicago Press.
- The Society for the Study of Evolution. (2006). Announcements. *Evolution*, 60(2), 424–425.
- Thompson, D. W. (1945). Dr. Hans Przibram. *Nature*, 155, 782.
- Topham, J. R. (2004). Scientific Readers: A View from the Industrial Age. *Isis*, 95, 431–442.
- Travis, J. (2011). The Modern Synthesis and its postmodern discontents. *Evolution*, 65(5), 1517–1520.
- True, J.R., & Haag, E.S. (2001). Developmental system drift and flexibility in evolutionary trajectories. *Evol Dev*, 3, 109–119.
- Turner, D.D. (2014). Philosophical Issues in Recent Paleontology. *Philos Compass*, 9, 494–505.
- Tyedmers, J., Madariaga, M. L., & Lindquist, S. (2008). Prion switching in response to environmental stress. *PLoS Biology*, 6(11), e294 doi.org/10.1371/journal.pbio.0060294.
- Uexküll, J. (1945). *Cartas biológicas a una dama*, segunda edición. Madrid, España: Revista de Occidente.
- Ulanowicz, R. E. (1986). *Growth and Development: Ecosystems Phenomenology*. Nueva York, EUA: Springer-Verlag.
- Uller, T. (2008). Developmental plasticity and the evolution of parental effects. *Trends Ecol Evol*, 23(8), 432–438.
- Uller, T., Moczek, A.P., Watson, R.A., Brakefield, P.M., & Laland, K.N. (2018). Developmental Bias and Evolution: A Regulatory Network Perspective. *Genetics*, 209, 949–966.
- Uller, T., & Helanterä, H. (2019). Niche Construction and Conceptual Change in Evolutionary Biology. *Br J Philos Sci*, 70(2), 351–375.

- Umerez, J. (2013). El enfoque jerárquico en el núcleo de los planteamientos organicistas y sistémicos en biología. *Contrastes*, 18, 469–483.
- Van Valen, L. (1973). A new evolutionary law. *Evol Theory*, 1, 1–30.
- Vellend, M. (2010). Conceptual synthesis in community ecology. *Q Rev Biol*, 85(2), 183–206.
- Vergara-Silva, F. (2003). Plants and the conceptual articulation of evolutionary developmental biology. *Biol Philos*, 18(2), 249–284.
- Vergara-Silva, F. (2013). “Un asunto de sangre”: Juan Comas, el evolucionismo bio-info-molecularizado y las nuevas vidas de la ideología indigenista en México. En J. Mansilla-Lory, & X. Lizarraga-Cruchaga (Eds.), *Miradas plurales al fenómeno humano* (pp. 235–265). Ciudad de México: Instituto Nacional de Antropología e Historia.
- Vergara-Silva, F. (2016). Introducción. Filogenia y ontogenia del evolucionismo en antropología. *Cuicuilco*, 23(65), 118–132.
- Via, S., & Lande, R. (1985). Genotype-environment interaction and the evolution of phenotypic plasticity. *Evolution*, 39(3), 505–522.
- Via, S., & Lande, R. (1987). Evolution of genetic variability in a spatially heterogeneous environment: effects of genotype–environment interaction. *Genet Res*, 49(2), 147–156.
- Vicedo, M. (2013). *The Nature and Nurture of Love: From Imprinting to Attachment in Cold War America*. Chicago, EUA: University of Chicago Press.
- Vinck, D. (2014). *Ciencias y sociedad. Sociología del trabajo científico*. Barcelona: Gedisa.
- von Dassow, G., & Munro, E. (1999). Modularity in animal development and evolution: elements of a conceptual framework for EvoDevo. *J Exp Zool*, 285, 307–325.
- Vrba, E.S. (1985). Environment and Evolution: Alternative Causes of the Temporal Distribution of Evolutionary Events. *S Afr J Sci*, 81, 229–236.
- Vrba, E.S. (1993). Turnover-pulses, the Red Queen, and related topics. *Am J Sci*, 293, 418–452.
- Vrba, E.S., & Eldredge, N. (1984). Individuals, hierarchies and processes: towards a more complete evolutionary theory. *Paleobiology*, 10, 146–171.
- Wade, N. (1981). Dinosaur Battle Erupts in British Museum. *Science*, 211, 35–36.
- Wade, M. J. (2011). *The Neo-Modern Synthesis: The Confluence of New Data and Explanatory Concepts*. *BioScience*, 61(5), 407–408.
- Waddington, C.H. (1940). *Organisers & Genes*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Waddington, C.H. (1942). Canalization of Development and Inheritance of Acquired Characters. *Nature*, 150, 563–564.
- Waddington, C.H. (1952a). Selection for the genetic basis of an acquired character. *Nature*, 169, 278.
- Waddington, C.H. (1952b). *The Epigenetics of Birds*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Waddington, C.H. (1953). Genetic assimilation of an acquired character. *Evolution*, 7, 118–126.
- Waddington, C.H. (1956a). Genetic assimilation of the bithorax phenotype. *Evolution*, 10, 1–13.
- Waddington, C.H. (1956b). *Principles of Development*. Londres: George Allen & Unwin (Publishers), Ltd.
- Waddington, C.H. (1957). *The Strategy of Genes*. Londres: George Allen & Unwin Ltd.
- Waddington, CH. (1959a). Canalization of development and the genetic assimilation of acquired characters. *Nature*, 183, 1654–1655.
- Waddington, C.H. (1959b). Evolutionary Adaptation. En S. Jax (Ed.), *Evolution after Darwin* (pp. 381–402). Chicago, EUA: University of Chicago Press.
- Waddington, C. H. (1961). Genetic assimilation. *Adv Genet*, 10, 257–293.
- Waddington, C.H. (1969). Paradigm for an Evolutionary Process. En C.H. Waddington (Ed.), *Towards a Theoretical Biology*, Vol. 2 Sketches (pp. 106–123). Edimburgo: International Union of Biological Sciences & Edinburgh University Press.
- Waddington, C. H. (1974). A catastrophe theory of evolution. *Ann N Y Acad Sci*, 231(1), 32–41.
- Waddington, C.H. (1975). *The Evolution of an Evolutionist*. Edimburgo: Edinburgh University Press.
- Waddington, C. H., Needham, J., & Needham, D. M. (1933). Physico-chemical experiments on the amphibian organiser. *Nature*, 132(3328), 239.
- Waddington, C. H., & Needham, J. (1936). Evocation, individuation, and competence in amphibian organiser action. *Proc Kon Akad Wetens Amsterdam*, 39, 3–6.
- Wagner, A. (2011). *The Origins of Evolutionary Innovations*. Oxford: Oxford University Press.
- Wagner, G.P. (2007). The developmental genetics of homology. *Nat Rev Genet*, 8, 473– 479.
- Wagner, G. (2010). A New Synthesis is Finally Arriving! *Evolution*, 64(8), 2486–2488.

- Wagner, G.P. (2014). *Homology, Genes and Evolutionary Innovation*. Princeton: Princeton University Press.
- Wagner, G.P. (2015). Reinventing the Organism: Evolvability and Homology in Post-Dahlem Evolutionary Biology. *En* A.C. Love (Ed.), *Conceptual Change in Biology. Scientific and Philosophical Perspectives on Evolution and Development* (pp. 327–342). Dordrecht: Springer Science and Business Media.
- Wagner, G.P. (2016). What is “homology thinking” and what is it for? *J Exp Zool B Mol Dev Evol*, 326, 3–8.
- Wagner, G. P., Chiu, C. H., & Laubichler, M. (2000). Developmental evolution as a mechanistic science: the inference from developmental mechanisms to evolutionary processes. *Amer Zool*, 40(5), 819–831.
- Wagner, G. P., & Laubichler, M. D. (2004). Rupert Riedl and the re-synthesis of evolutionary and developmental biology: body plans and evolvability. *J Exp Zool B Mol Dev Evol*, 302(1), 92–102.
- Wagner, G. P., & Draghi, J. (2010). Evolution of Evolvability. *En* M. Pigliucci, & G.B. Müller (Eds.), *Evolution: The Extended Synthesis* (pp. 379–399). Boston, EUA: The MIT Press.
- Wake, D.B., Mabee, P., Hanken, J., & Wagner, G.P. (1991). Development and Evolution- The Emergence of a New Field. *En* E. C. Dudley (Ed.), *Unity of Evolutionary Biology: The Proceedings of the Fourth International Congress of Systematic and Evolutionary Biology* (pp. 582–588). Portland, EUA: Dioscorides Press.
- Waldrop, M.M. (2011). Religion: Faith in Science. *Nature*, 470, 323–325.
- Wallace, B. (1986). Can embryologists contribute to an understanding of evolutionary mechanisms? *En* W. Bechtel (Ed.), *Integrating Scientific Disciplines* (pp. 149–163). Dordrecht: Martinus Nijhoff Publishers.
- Walsh, D. M. (2015). *Organisms, Agency, and Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Wassermann, G.D. (1981). On the Nature of the Theory of Evolution. *Philos Sci*, 48, 416– 437.
- Waters, C. K. (2004). What concept analysis in philosophy of science should be (and why competing philosophical analyses of gene concepts cannot be tested by polling scientists). *Hist Phil Life Sci*, 26, 29–58.
- Waters, C.K. (2014). Shifting Attention from Theory to Practice in Philosophy of Biology. *En* M.C. Galavotti, D. Dieks, W.J. Gonzalez, S. Hartmann, T. Uebel, & M. Weber (Eds.), *New Directions in the Philosophy of Science* (pp. 121–139). Berlín, Alemania: Springer International Publishing.
- Weber, B.H. (2011). Extending and expanding the Darwinian synthesis: the role of complex systems dynamics. *Stud Hist Philos Biol Biomed Sci*, 42(1), 75–81.
- Weber, B.H., Depew, D. J., & Smith, J. D. (Eds.) (1988). *Entropy, Information and Evolution: New Perspectives on Physical and Biological Evolution*. Cambridge, MA: The MIT Press.
- Weber, B. H., & Depew, D. J. (Eds.) (2003). *Evolution and Learning. The Baldwin Effect Reconsidered*. Cambridge, EUA: The MIT Press.
- Weiss, P. (1935). The So-Called Organizer and the Problem of Organization in Amphibian Development. *Physiol Rev*, 15, 639–674.
- Weiss, P. (1959). Cellular dynamics. *Rev Mod Phys*, 31(1), 11–20.
- Weiss, P. A. (1969). The Living System: Determinism Stratified. *En* A. Koestler & J. R. Smythies (Eds.), *Beyond Reductionism: New Perspectives in the Life Sciences* (pp. 3–55). Londres: Hutchinson.
- Welch, J.J. (2017). What’s wrong with evolutionary biology? *Biol Philos*, 32, 263–279.
- Werskey, G. (1978). *The Visible College*. Nueva York, EUA: Holt, Reinhart & Winston.
- West, M. J., & King, A.P. (1987) Settling nature and nurture into an ontogenetic niche. *Dev Psychobiol*, 20, 549–562.
- West-Eberhard, M.J. (1989). Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Annu Rev Ecol Syst*, 20, 249–278.
- West-Eberhard, M.J. (1992). Behavior and Evolution. *En* P. R. Grant, & H. S. Horn (Eds.), *Molds, Molecules, and Metazoa. Growing Points in Evolutionary Biology* (pp. 57–75). Nueva Jersey, EUA: Princeton University Press.
- West-Eberhard, M.J. (2003). *Developmental Plasticity and Evolution*. Oxford: Oxford University Press.
- Wheeler, W. M. (1911). The ant-colony as an organism. *J Morphol*, 22, 307–325.
- Wheeler, W. M. (1926). Emergent evolution and the social. *Science*, 64(1662), 433–440.
- Whitehead, A. N. (1948 [1925]). *Science and the Modern World*. Nueva York, EUA: The New American Library.
- Whitfield, J. (2008). Biological Theory: Postmodern Evolution? *Nature*, 455, 281–284.

- Whitman, D.W., & Agrawal, A.A. (2009) What is phenotypic plasticity and why is it important? *En* D. W. Whitman, & T. N. Ananthkrishnan (Eds.), *Phenotypic Plasticity of Insects: Mechanisms and Consequences* (pp. 1–63). Enfield, EUA: Science Publishers.
- Wicken, J.S. (1987). *Evolution, Thermodynamics and Information: Extending the Darwinian Program*. Nueva York, EUA: Oxford University Press.
- Wiley, E. O., Brooks, D.R. (1982). *Victims of History —A Nonequilibrium Approach to Evolution*. *Syst Zool*, 31, 1–24.
- Williams, M. B. (1982). The Importance of Prediction Testing in Evolutionary Biology. *Erkenntnis*, 17(3), 291–306.
- Wilkins, A. S. (2002). *The Evolution of Developmental Pathways*. Sunderland, EUA: Sinauer Associates.
- Wilkins, A. (2014). “The Genetic Tool-Kit”: The Life-History of an Important Metaphor. *En* J.T. Steelman (Ed.), *Advances in Evolutionary Developmental Biology* (pp. 1–14). Singapore: John Wiley & Sons.
- Wilson, E.O. (1980). *Sociobiology: The New Synthesis (The Abridged Edition)*. Cambridge, EUA: Harvard University Press/Belknap Press.
- Wilson, D. S. (2010). Multilevel Selection and Major Transitions. *En* M. Pigliucci, & G.B. Müller (Eds.), *Evolution: The Extended Synthesis* (pp. 81–93). Boston, EUA: The MIT Press.
- Winther, R.G. (2015b). Evo-Devo as a Trading Zone. *En* A.C. Love (Ed.), *Conceptual Change in Biology: Scientific and Philosophical Perspectives on Evolution and Development* (pp. 459–482). Dordrecht: Springer Verlag.
- Winther, R.G., Wade, M.J., & Dimond, C.C. (2013). Pluralism in evolutionary controversies: styles and averaging strategies in hierarchical selection theories. *Biol Philos*, 28, 957–979.
- Wise, M.N. (1994). Pascual Jordan: Quantum Mechanics, Psychology, National Socialism. *En* M. Renneberg, & M. Walker (Eds.), *Science, Technology and National Socialism* (pp. 224–254). Nueva York, EUA: Cambridge University Press.
- Witteveen, J. (2011). The Softening of the Modern Synthesis. *Acta Biotheor*, 59, 333–345.
- Wolf, J.B., Brodie III, E.D., & Wade, M.J. (2000). *Epistasis and the Evolutionary Process*. Oxford: Oxford University Press.
- Wolpert, L. (1996). The good fairy godmother of science. *Curr Biol*, 6, 2.
- Woodger, J.H. (1930a). The ‘Concept of Organism’ and the relation between embryology and genetics, Part I. *Q Rev Biol*, 5(1), 1–22.
- Woodger, J.H. (1930b). The ‘Concept of Organism’ and the relation between embryology and genetics, Part II. *Q Rev Biol*, 5(4), 438–465.
- Woodger, J.H. (1931). The ‘Concept of Organism’ and the relation between embryology and genetics, Part III. *Q Rev Biol*, 6(2), 178–207.
- Woodger, J. H. (1945). On biological transformations. *En* W. E. Le Gros Clark, & P. B. Medawar (Eds.), *Essays in Growth and Form Presented to D’Arcy Wentworth Thompson* (pp. 95–120). Oxford: Clarendon Press.
- Wray, G. A. (1994). Developmental evolution: new paradigms and paradoxes. *Dev Genet*, 15(1), 1–6.
- Wray, G. A. (2010). Integrating Genomics into Evolutionary Theory. *En* M. Pigliucci, & G.B. Müller (Eds.), *Evolution: The Extended Synthesis* (pp. 97–116). Boston, EUA: The MIT Press.
- Wray, G., Hoekstra, H., Futuyma, D., Lenski, T., Mackay, T., Schluter, D., & Strassmann, J. (2014). Does evolutionary theory need a rethink? Counterpoint: No, all is well. *Nature*, 514, 161–164.
- Wu, J. (2013). Hierarchy Theory: An Overview. *En* R. Rozzi, S. Pickett, C. Palmer, J.J. Armesto, & J.B. Callicott (Eds.), *Linking Ecology and Ethics for a Changing World: Values, Philosophy, and Action* (pp. 281–301). Dordrecht: Springer Science.

## REFERENCIAS DIGITALES

- Burghardt, G.M., & Laland, K. (2017, junio 19). Deconstructing Niche Construction: A Conversation between Gordon Burghardt and Kevin Laland. *This View of Life*. Recuperado de <https://evolution-institute.org/article/deconstructing-niche-construction/>.
- Coyne, J. (2009, febrero 16). Are we ready for an “extended evolutionary synthesis”? [Mensaje en un blog]. *Why Evolution is True*. Recuperado de <https://whyevolutionistrue.wordpress.com/2009/02/16/are-we-ready-for-an-extended-evolutionary-synthesis/>.

- Coyne, J. (2016a, abril 08). Templeton wastes \$11 million in attempt to change evolutionary biology [Mensaje en un blog]. *Why Evolution is True*. Recuperado de <https://whyevolutionistrue.wordpress.com/2016/04/08/templeton-wastes-11-million-in-attempt-to-corrupt-evolutionary-biology/>.
- Coyne, J. (2016b, mayo 03). Science magazine's piece on the Giant Templeton Evolution Grant, and my response [Mensaje en un blog]. *Why Evolution is True*. Recuperado de <https://whyevolutionistrue.wordpress.com/2016/05/03/science-magazines-piece-on-the-big-templeton-evolution-grant-and-my-response/>.
- Coyne, J. (2017, febrero 22). Niche construction: does it represent a "vastly neglected phenomenon" in evolutionary thought? [Mensaje en un blog]. *Why Evolution is True*. Recuperado de <https://whyevolutionistrue.wordpress.com/2017/02/22/niche-construction-does-it-represent-a-vastly-neglected-phenomenon-in-evolutionary-thought/>.
- Gregory, T. R. (2009, febrero 17). In defense of Zimmer: What would an extended synthesis be like? [Mensaje en un blog]. *Genomicron*. Recuperado de <http://www.genomicron.evolverzone.com/2009/02/in-defense-of-zimmer-what-would/>.
- Kiger, P.J. (2016, diciembre 13). Is it Time for Our Understating of Evolution to Evolve? *HowStuffWorks*. Recuperado de <http://science.howstuffworks.com/life/evolution/extended-evolutionary-synthesis-theory.htm>.
- Mazur, S. (2008a, marzo 4). Altenberg! The Woodstock of Evolution? *Scoop*. Recuperado de <http://www.scoop.co.nz/stories/HL200803/Soo051.htm>.
- Mazur, S. (2008b, marzo 9). The invite -- "Altenberg 16" Evolution Summit. *Scoop*. Recuperado de <http://www.scoop.co.nz/stories/HL200803/Soo131.htm>.
- Mazur, S. (2008c, marzo 17). Richard Dawkins Renounces Darwinism As Religion and Embraces Form. *Scoop*. Recuperado de <http://www.scoop.co.nz/stories/HL200803/Soo270.htm>.
- Mazur, S. (2008d, marzo 25). Theory of Form to Evolution Center Stage. *Scoop*. Recuperado de <http://www.scoop.co.nz/stories/HL200803/Soo380.htm>.
- Mazur, S. (2008e, abril 8). Stuart Newman, The New Master of Evolution? *Scoop*. Recuperado de <http://www.suzanmazur.com/?p=25>.
- Mazur, S. (2008f, marzo 31). Stuart Newman's "High Tea". *Scoop*. Recuperado de <http://www.scoop.co.nz/stories/HL200803/Soo460.htm>.
- Mazur, S. (2008g, abril 15). The Enlightening Ramray Bhat: Origin of Body Plans. *Scoop*. Recuperado de <http://www.scoop.co.nz/stories/HL200804/Soo213.htm>.
- Mazur, S. (2008h, julio 5). The Altenberg 16. Will the Real Theory of Evolution Please Stand Up? *Scoop*. Recuperado de <http://www.scoop.co.nz/stories/SP200807/Soo001.htm>.
- Mazur, S. (2008i, julio 6). Altenberg 16: An Exposé of The Evolution Industry. *Scoop*. Recuperado de <http://www.scoop.co.nz/stories/HL200807/Soo053.htm>.
- Mazur, S. (2008j, julio 18). Altenberg 16, AAAS & The Dorak Affair. *Scoop*. Recuperado de <http://www.scoop.co.nz/stories/HL200807/Soo185.htm>.
- Mazur, S. (2008k, octubre 6). Nature: Yes We Stole Your Altenberg-Woodstock Theme. *Scoop*. Recuperado de <http://www.scoop.co.nz/stories/HL200810/Soo070.htm>.
- Mazur, S. (2008l, agosto 24). Stuart Newman Video Interview: Evolution Politics. *Scoop*. Recuperado de <http://www.scoop.co.nz/stories/HL200808/Soo298.htm>.
- Mazur, S. (2008m, noviembre 17). Onward -- Altenberg 16 At Howard University. *Scoop*. Recuperado de <http://www.scoop.co.nz/stories/HL200811/Soo226.htm>.
- Mazur, S. (2008n, diciembre 2). Pigliucci: Scientist Or Ongeblussen? *Scoop*. Recuperado de <http://www.scoop.co.nz/stories/HL200812/Soo038.htm>.
- Moran, L. (2008a, marzo 04). Don't Throw the Baby Out With the Bathwater [Mensaje en un blog]. *Sandwalk*. Recuperado de <https://sandwalk.blogspot.com/2008/03/dont-throw-baby-out-with-bathwater.html>.
- Moran, L. (2016a, abril 23). Proponents of the Extended Evolutionary Synthesis (EES) explain their logic using the Central Dogma as an example [Mensaje en un blog]. *Sandwalk*. Recuperado de <http://sandwalk.blogspot.com/2016/04/proponents-of-extended-evolutionary.html>.
- Moran, L. (2016b, abril 22). Templeton gives \$8 million to prove that there's more to evolution than natural selection [Mensaje en un blog]. *Sandwalk*. Recuperado de <http://sandwalk.blogspot.com/2016/04/templeton-gives-8-million-to-prove-that.html>.

- Moran, L. (2017, enero 01). Intelligent Design Creationists reveal their top story of 2016 [Mensaje en un blog]. *Sandwalk*. Recuperado de <http://sandwalk.blogspot.com/2017/01/intelligent-design-creationists-reveal.html>.
- Myers, P. Z. (2008a, marzo 4). Will there be mud, marijuana, and Free Love, too? [Mensaje en un blog]. *Pharyngula*. Recuperado de <https://scienceblogs.com/pharyngula/2008/03/04/will-there-be-mud-marijuana-an>.
- Myers, P. Z. (2008b, marzo 26). Journalistic flibbertigibbet [Mensaje en un blog]. *Pharyngula*. Recuperado de <https://scienceblogs.com/pharyngula/2008/03/26/journalistic-flibbertigibbet>.
- Nelson, P. (2008, marzo 4). The Altenberg Sixteen [Mensaje en un blog]. *Uncommon Descent*. Recuperado de <https://uncommondescent.com/intelligent-design/the-altenberg-sixteen/>.
- Pigliucci, M. (2008f, julio 2). Is there fundamental scientific disagreement about evolutionary theory? [Mensaje en un blog]. *Rationally Speaking*. Recuperado de <http://rationallyspeaking.blogspot.com/2008/07/is-there-fundamental-scientific.html>.
- Pigliucci, M. (2009d, febrero 17). Jerry Coyne and the Extended Evolutionary Synthesis [Mensaje en un blog]. *Rationally Speaking*. Recuperado de <http://rationallyspeaking.blogspot.com/2009/02/jerry-coyne-and-extended-evolutionary.html>.
- Winther, R. G. (2015a). The Structure of Scientific Theories. En E.N. Zalta (Ed.), *The Stanford Encyclopedia of Philosophy* (Spring 2016 Edition), <http://plato.stanford.edu/archives/spr2016/entries/structure-scientific-theories/>.
- Zimmer, C. (2009, febrero 12). The Ever Evolving Theories of Darwin. *Time*. Recuperado de <http://content.time.com/time/magazine/article/0,9171,1879213-4,00.html>.
- Zimmer, C. (2016, noviembre 22). Scientists Seek to Update Evolution. *Quanta Magazine*. Recuperado de <https://www.quantamagazine.org/scientists-seek-to-update-evolution-20161122>.

# Anexos

En este apartado de anexos se incluyen, en orden, las siguientes publicaciones:

Fábregas-Tejeda, A., & Vergara-Silva, F. (2018a). The emerging structure of the Extended Evolutionary Synthesis: where does Evo-Devo fit in? *Theory Biosci*, 137, 169–184.

Fábregas-Tejeda, A., & Vergara-Silva, F. (2018b). Hierarchy Theory of Evolution and the Extended Evolutionary Synthesis: Some Epistemic Bridges, Some Conceptual Rifts. *Evol Biol*, 45, 127–139.

Fábregas-Tejeda, A. (2019). New Perspectives on Theory Change in Evolutionary Biology. *J Gen Philos Sci*, doi: 10.1007/s10838-019-09466-6.



# The emerging structure of the Extended Evolutionary Synthesis: where does Evo-Devo fit in?

Alejandro Fábregas-Tejeda<sup>1,2</sup> · Francisco Vergara-Silva<sup>1</sup>

Received: 14 April 2017 / Accepted: 26 July 2018 / Published online: 21 August 2018  
© Springer-Verlag GmbH Germany, part of Springer Nature 2018

## Abstract

The Extended Evolutionary Synthesis (EES) debate is gaining ground in contemporary evolutionary biology. In parallel, a number of philosophical standpoints have emerged in an attempt to clarify what exactly is represented by the EES. For Massimo Pigliucci, we are in the wake of the newest instantiation of a persisting Kuhnian paradigm; in contrast, Telmo Pievani has contended that the transition to an EES could be best represented as a progressive reformation of a prior Lakatosian scientific research program, with the extension of its Neo-Darwinian core and the addition of a brand-new protective belt of assumptions and auxiliary hypotheses. Here, we argue that those philosophical vantage points are not the only ways to interpret what current proposals to ‘extend’ the Modern Synthesis-derived ‘standard evolutionary theory’ (SET) entail in terms of theoretical change in evolutionary biology. We specifically propose the image of the emergent EES as a vast network of models and interweaved representations that, instantiated in diverse practices, are connected and related in multiple ways. Under that assumption, the EES could be articulated around a paraconsistent network of evolutionary theories (including some elements of the SET), as well as models, practices and representation systems of contemporary evolutionary biology, with edges and nodes that change their position and centrality as a consequence of the co-construction and stabilization of facts and historical discussions revolving around the epistemic goals of this area of the life sciences. We then critically examine the purported structure of the EES—published by Laland and collaborators in 2015—in light of our own network-based proposal. Finally, we consider which epistemic units of Evo-Devo are present or still missing from the EES, in preparation for further analyses of the topic of explanatory integration in this conceptual framework.

**Keywords** Extended Evolutionary Synthesis · Evolutionary biology · Paradigm · Scientific research program · Epistemic units · Evo-Devo

## Introduction

The American paleontologist Niles Eldredge, famous co-proponent of the theory of punctuated equilibrium, recently asserted that “(e)volutionary biology is a notoriously diffuse field of scientific inquiry” (Eldredge 2008; p. 10). Ten years after that statement, the idea seems to hold as the discipline

comprises a plural landscape of multiple co-existent conceptual frameworks and strenuous voices that disagree on the nature and scope of ‘evolutionary theory’ (e.g., Oyama 1986; West-Eberhard 2003; Kirschner and Gerhart 2005; Dieckmann and Doebeli 2005; Lynch 2007; Hoekstra and Coyne 2007; Duboule 2010; Laubichler 2010; Wagner 2011; Depew and Weber 2011; Nei 2013; Jablonka and Lamb 2014; Laland et al. 2014, 2015; Futuyma 2015; Pavličev and Wagner 2015; Jaeger et al. 2015; Pievani 2016a; Eldredge et al. 2016; Welch 2017; Charlesworth et al. 2017). Within this plural landscape, a public debate is gaining ground (see Laland et al. 2014): whether a ‘new’ conceptual framework, i.e., the Extended Evolutionary Synthesis (EES), is needed to *extend* or *go beyond* the boundaries and explanatory power of the Standard Evolutionary Theory (SET), the purported direct heir of the Modern Synthesis (MS; in contrast, see Stoltzfus 2017).

✉ Alejandro Fábregas-Tejeda  
fabregas\_alejandro@ciencias.unam.mx

✉ Francisco Vergara-Silva  
fvs@ib.unam.mx

<sup>1</sup> Instituto de Biología (Jardín Botánico), Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito Exterior Ciudad Universitaria S/N, 04510 Mexico City, Mexico

<sup>2</sup> Posgrado en Filosofía de la Ciencia, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City, Mexico

This idea is not precisely novel (it is present, for example, in Waddington 1969; Gould 1980; Stanley 1981; Bonner 1982; Eldredge 1985; Wicken 1987; Endler and McLellan 1988): throughout the twentieth-century, numerous calls for a ‘New Synthesis’ came from diverse, manifold, and—in some cases—unrelated paleontological and neontological trenches [see Depew and Weber 2013 for a brief overview; see also Callebaut 2010 and Peterson 2016; for a discussion about Niles Eldredge’s ‘Hierarchy Theory of Evolution’ (HTE), a previous attempt to extend the MS from palaeontological grounds and the study of macroevolution, in relation to the concepts and themes espoused in the EES, see Fábregas-Tejeda and Vergara-Silva 2018]. But this time, the framework known as EES<sup>1</sup> portrays itself in a different light with a far-reaching purview to counteract the explanatory shortcomings of the SET (Laland et al. 2014, 2015). The ‘intellectual movement’ that publicly started as a published article in the journal *Evolution* authored by the Italian-American evolutionary biologist and philosopher Massimo Pigliucci—in 2007, where the term ‘Extended Evolutionary Synthesis’ was coined—soon led to a workshop organized by Gerd B. Müller and Pigliucci at the Konrad Lorenz Institute for Evolution and Cognition Research (Klosterneuburg, Austria), out of which a (now widely discussed) volume arose (see Pigliucci and Müller 2010a). These events were followed by the publication of several articles (e.g., Craig 2010; Noble et al. 2014; Laland et al. 2014; Pigliucci and Finkelman 2014; Noble 2015; Laland et al. 2015; Pievani 2016b) and the organization of a number of scientific meetings dealing with the contours, limitations, challenges and philosophical debates raised by the so-called EES. So far, the EES has exhibited a constellation of social features not seen before in other calls to extend the MS and/or the SET, mainly reflected in considerable institutional and financial support—for instance, the award of an important grant provided by the John Templeton Foundation in 2016 to a group of international scholars, led by Kevin Laland (University of St Andrews) and Tobias Uller (Lund University), to ‘put

<sup>1</sup> Before moving forward, we point out that our discussion will be centered mainly around the ideas and concepts espoused in the book edited by Pigliucci and Müller (2010a, b) and in Laland et al. (2015), which constitute the mainstream usage of the framework dubbed ‘Extended Evolutionary Synthesis,’ but we recognize that many other authors in recent years have proposed diverse views as to how to ‘extend’ (or ‘expand’) the current evolutionary synthesis (e.g. Gould 2002; Kutschera and Niklas 2004; Brooks 2011 and citations therein; Tëmkin and Eldredge 2015 for an updated version of the ‘Hierarchy Theory of Evolution’ (HTE) that incorporates network analysis; see also Pievani 2016a; Eldredge et al. 2016). In the literature focused on the integration of non-genetic heritable variation into wider evolutionary frameworks, somewhat interchangeable terms to refer to some of the themes and motifs of the EES are being used, e.g. ‘Inclusive Evolutionary Synthesis’ (Danchin 2013) or ‘Pluralistic Model of Inheritance’ (Bonduriansky 2012). Differences are more explicit in Bonduriansky and Day (2018).

the predictions of the EES to the test’ (see, e.g., <http://synergy.st-andrews.ac.uk/ees/the-project/>; <http://extendedevolutionarysynthesis.com/the-project/summary-of-our-research/>). Further interdisciplinary projects, press attention (e.g., Pennisi 2016, 2008; Whitfield 2008; Grant 2010; Zimmer 2016; Kiger 2016) and the involvement of a large group of evolutionary biologists, philosophers of science and social scientists from a wide-range of academic backgrounds that share explanatory goals and agendas (see <http://extendedevolutionarysynthesis.com/people/>) strengthen this picture, at the same time epistemological and sociological.

Nevertheless, lingering philosophical questions remain for historians and philosophers of biology to address: What is the nature of the ongoing change and what type of conceptual architectures are to be expected from the EES? What exactly does the EES ‘stand for,’ and what would be entailed by resignifications of concepts already defined in/by the SET? In this article, we will outline the different philosophical proposals that have emerged so far as attempts to conceptualize the emerging structure of the EES and its position and significance within contemporary evolutionary biology. Here, we should acknowledge that the evaluation of the merit, utility or intellectual contribution of the variety of models combined under the label of the EES is an important subject that nevertheless lies beyond the scope of this article. That discussion is being actively held between scientists defending that standpoint (e.g., Laland et al. 2015; Müller 2017) and their opponents (e.g., Welch 2017; Futuyama 2017), which includes assessments of specific aspects of the EES (e.g., a critical appraisal of the notion of ‘reciprocal causation’ in the EES is presented by Svensson 2018). After recounting the philosophical proposals that have been propounded to conceptualize the emerging structure of the EES, we will put forward an alternative interpretation and further discuss the topic of explanatory integration in this conceptual framework, focusing on evolutionary developmental biology (Evo-Devo sensu Müller 2007a) as a case study. The last point should be considered preliminary, though, pending analysis in the context of recent proposals of a ‘theory of theory integration’ (see Laubichler et al. 2018) which have paid special attention to evolutionary biology-related concepts and issues. We will begin with Massimo Pigliucci’s personal account and philosophical standpoint about the EES.

### **The ‘Extended Evolutionary Synthesis’ (EES): what is the nature of the ongoing change and what type of conceptual architectures are to be expected?**

A common held idea within the minds of natural scientists, although severely criticized by historians and philosophers of science, is that theoretical syntheses not only have been

accomplished throughout the complex histories of their particular disciplines, but also represent the paragon of something desirable and worth-pursuing in the future (Casanueva and Martínez 2014), i.e., the embodiment of a ‘rational success’ (see, for instance, Sidlauskas et al. 2010). For models of continuous scientific change, the cases of intertheoretic reduction or assimilation with mild corrections receive positive assessments because, by subsuming previous achievements under novel, wider frameworks, science can develop by successive augmentations and unifications (Casanueva and Martínez 2014). This is the mindset glanced in Massimo Pigliucci’s account of the conceptual history—and uninterrupted expansion of the conceptual repertoire—of ‘evolutionary theory’, from Darwinism to the recent discussions and reevaluations put forth by the EES (see Pigliucci 2009). In that article, Pigliucci embraced a position that we call ‘unicity of evolutionary thought’: for him, evolutionary biology is composed of a single conceptual framework cemented by the ideas of Charles Robert Darwin and Alfred Russell Wallace that has been modified, refined, expanded and assembled in a step-wise manner during historically important instantiations (i.e., ‘Neo-Darwinism,’ ‘Modern Synthesis’ and ‘Extended Evolutionary Synthesis’), represented as a nested set of ellipses in Pigliucci’s original diagram.<sup>2</sup> In his own words: “(...) evolutionary biology has not undergone a paradigm shift since Darwin and Wallace’s work” (Pigliucci 2009; p. 219; a key viewpoint also underscored in Pigliucci 2007). By explicitly embracing Kuhnian notions, Pigliucci argues that evolutionary biologists have reacted to various minor crises by means of augmenting the preexisting framework, constructing new floors in their robust structure, without shaking or undermining its Darwinian foundations (Pigliucci 2007). Likewise, in recent times Pigliucci has stated that no methodological, observational or semantic incommensurability exists between the EES and the ‘Darwinian Paradigm’ (see the talk ‘Extended Evolutionary Synthesis and paradigm shifts’ available at

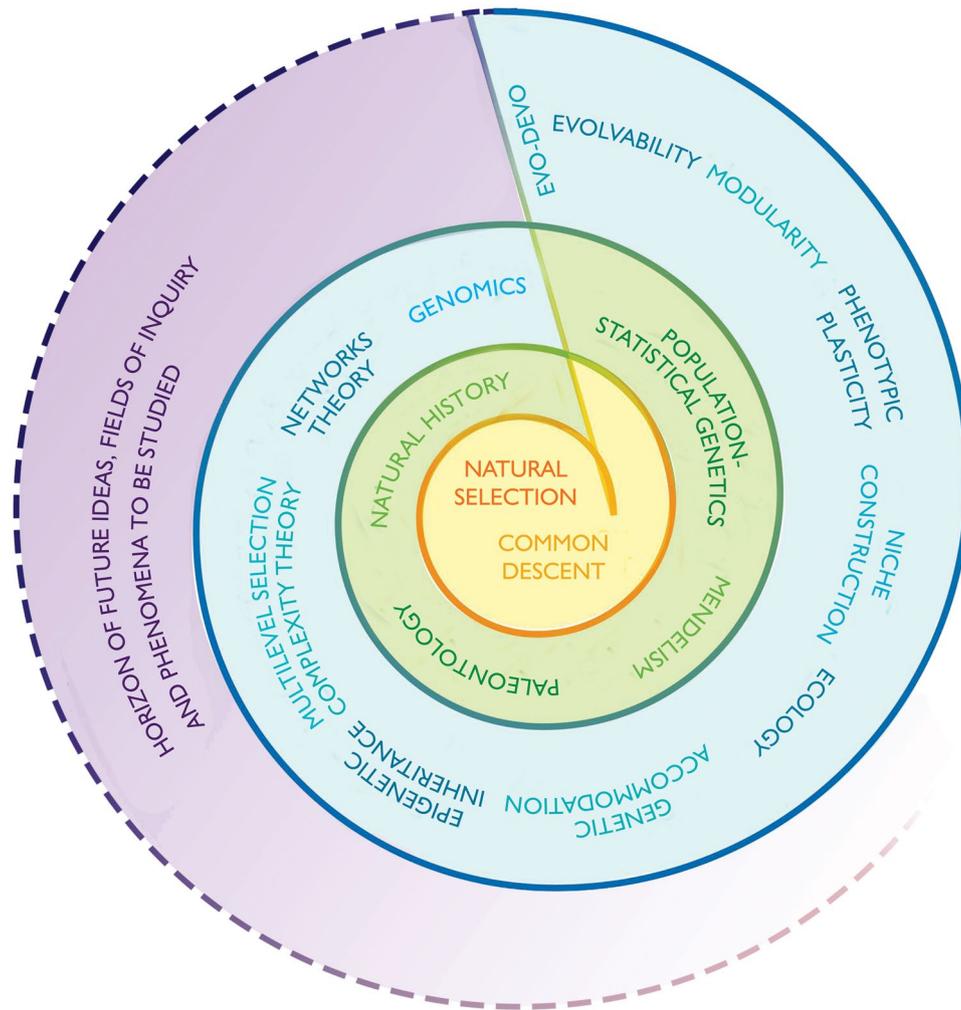
his website <https://platofootnote.wordpress.com/talks/>; see also Pigliucci 2018). According to this view, contemporary evolutionary biology (and the EES debate within it) is seen as an unscathed edifice of puzzle-solving ‘normal science’. Hence, in our interpretation, Pigliucci’s answer to the question posed earlier is that we are in the wake of the newest instantiation of a persisting Kuhnian paradigm.

This vantage point, in its extreme form, grants that there is but ‘one Theory of Evolution’ in the twenty-first century, bequeathed by the sustained efforts of multiple scientists, whose conceptual contributions can be, in principle, aligned with unbroken historical continuity. Veiled in this alleged consecutive advancement of ‘evolutionary theory’ could lie an unrecognized projection of how things ought to unfold in the future. Citing the last sentence of Pigliucci’s 2009 article: “Because of the very nature of science, there is no pretense at all that the third ellipse will be the end of the story”; mirroring the past, new instantiations of ‘evolutionary theory’ will be defined and delimited in the horizon of future ideas, phenomena to be studied and fields of inquiry, suggesting an endless spiral—progressive but perfectible—of conceptual expansion (see Fig. 1). However, this is an over-simplistic view of the history, present state and future projections of evolutionary biology as a scientific discipline (see also Delisle 2018; p. 158): history cannot be used to accurately predict the future (see Gaddis 2002) and, as robust historiography of science shows, scientific knowledge does not accumulate in a linear and progressive fashion (e.g., Raj 2013; for a contextualized example in the history of evolutionary biology, see Amundson 2005).<sup>3</sup>

At the same time, many historians and philosophers would disagree with the portrayal of ‘persisting paradigm’ that Pigliucci ascribes to evolutionary biology—first of all, as has been argued many times, Kuhnian notions such as ‘paradigm’ or ‘exemplar’ prove to be flawed, or at least very difficult to apply, for the case of biology (see, e.g., Lewens 2016; Peterson 2016). Philosophers of biology such as Telmo Pievani (2012) openly disagree with the characterization of current evolutionary theory as a Kuhnian paradigm on the grounds that no serious anomalies have accrued in the last century, and that there is no tangible ‘dogmatic crystallization’ or ‘hardening’ that announces a major crisis and a subsequent paradigm shift. Instead, Pievani (2012, 2016a) argues that is commonplace in the field of evolutionary biology to solve and understand new problems and apparent exceptions mainly through integrative explanations, fine adjustments of the breadth of application of established forms of explanation to distinct empirical domains, novel

<sup>2</sup> The visual tradition for depicting the EES as a nested set of ellipses (a Venn diagram), initiated by Pigliucci (2009), has been influential for many evolutionary biologists and philosophers. For example, taking Pigliucci’s diagram as a starting point, the British physiologist Denis Noble recently published his take on the contours of the EES (Noble 2015), for him dubbed ‘Integrative Synthesis’ as it would be based on the integration of a variety of interacting mechanisms of evolutionary change; he sees it as “a nuanced multi mechanism theory of evolution” (Noble 2015; p. 7). The differences between the two diagrams are conspicuous: at variance with Pigliucci, Noble does not portray the ‘new synthesis’ as a perfectly continuous extension of the MS: several elements of its gene-centric stance will be left out, being replaced by wider views of inheritance, multilevel selection and a different view of genomic evolution. Instead of using a nested set of enlarging ellipses, Noble depicts the EES as a set of partially overlapping ellipses (with elements of the MS not in contact with the elements of the purported EES).

<sup>3</sup> It should be mentioned that Pigliucci’s stance on the current juncture and the future of evolutionary thought has become more nuanced in recent years (see Pigliucci and Finkelman 2014; Pigliucci 2018).



**Fig. 1** Conceptual representation, based on Pigliucci (2009), of the continuous expansion of ‘evolutionary theory’ in terms of ideas, phenomena studied, and fields of inquiry. The conceptual elements portrayed in the diagram reflect Pigliucci’s original choices (2009)—even though we strongly disagree with the epistemic location of Natural History, Paleontology and other entities—, with the only exception of disbanding and rewording the pairings of concepts (evolvability and modularity; plasticity and genetic accommodation). Instead of depicting the alleged consecutive advancement using a nested hierarchy of ellipses (see Pigliucci 2009), we chose the graphic representation of an endless spiral of expansion. The multi-colored line demarcates the boundaries of the historically important

instantiations of evolutionary theory (i.e., Darwinism, Modern Synthesis, Extended Evolutionary Synthesis). The yellow set represents Darwin’s theory; the green set is the Modern Synthesis; the blue set corresponds to the Extended Evolutionary Synthesis; and the purple set enclosed in dotted lines hint at possible future expansions of evolutionary theory. The relative distance between the elements is not intended to reflect closer conceptual ties; likewise, the relative order of appearance of the elements throughout the spiral does not imply chronological developments. Image conceived by Fátima Sofía Ávila-Cascajares and Alejandro Fábregas-Tejeda; image design by Casandra Lizbeth Méndez-Martínez, Diana Martínez Almaguer and Julio César Montero Rojas (color figure online)

calculations of the relative frequency of occurrence of evolutionary patterns, and by means of updating the evolutionist’s theoretical tool-kit and plodding along experimental novelties. That means that “(...) the dynamics of growth and evolution of the theory is based on processes of theoretical extension and empirical enlargement of an elastic set of explanations already consolidated but constantly needing adjustments and integrations” (Pievani 2012; p. 214). Furthermore, for this author the notion of a ‘scientific

research program’ (SRP; sensu Lakatos 1978) best captures the intricacies of the non-static set of articulated explanations of evolutionary biology (Pievani 2012). In contrast to the discontinuous shifts of Kuhnian paradigms, Lakatosian scientific research programs change in a continuous fashion and allow for amendments and processes of updating (Suman 2016). Pievani (2012) also makes the case that the ongoing transition from the MS to an EES could be best represented as a progressive reformation—and not a blunt

substitution—of a prior evolutionary research program with a different one that displays an extended Neo-Darwinian core, surrounded by a brand-new protective belt of epistemic assumptions and auxiliary hypotheses with a pluralistic and integrative explanatory approach. The core of the evolutionary biology SRP known as MS is depicted by Pievani as the genetic and populational theory of natural selection; accordingly, three major methodological postulates comprise the external protective belt: phyletic gradualism, extrapolationism from microevolution to macroevolution, and stringent adaptationism (Pievani 2012; for a contrasting characterization, see Futuyma 2015). Pievani therefore thinks that the EES entails a steady and irreversible transformation of the architecture of the previous SRP (i.e., a new protective belt and an expanded core), and not merely a superficial styling on marginal points of a hardened structure. In that sense, the structure of the new SRP would contain profound conceptual novelty and pluralistic frameworks while remaining compatible with the core of the MS (Pievani 2012).

A similar version of that view, which instead portrays the EES as an *alternative* Lakatosian research program to the SET—and *not* the reformation of such theoretical assemblage—was expounded and discussed during the 2016 meeting ‘New trends in evolutionary biology: biological, philosophical and social science perspectives’ held at the Royal Society of London, and is now reaching for consensus among the international community of scientists and philosophers that support the EES movement. At the aforementioned meeting, during the first round table discussion moderated by the British philosopher of science Nancy Cartwright (8 November 2016), Kevin Laland stated that, in his opinion, the EES is an alternative (and complementary) Lakatosian research program to the SET (audio recordings of the presentations are available at <https://royalsociety.org/science-events-and-lectures/2016/11/evolutionary-biology/>). This is the discursive presentation of the EES that was hinted in Laland et al. (2015), and the one that explicitly appears in the recently inaugurated website of the EES, linked with the project financed by the Templeton Foundation (see <http://extendedevolutionarysynthesis.com/>).

It is important to stress that, for the current state of affairs in the plural landscape of evolutionary biology, characterizing the EES with Lakatosian schemes is not a move free of drawbacks. According to the evaluative typology Lakatos (1978) proposed for SRPs, a program can be progressive during a limited timeframe if it is able to make successful predictions and increase the number of statements and hypotheses with empirical content; on the contrary, a program can be degenerative if it only resorts to ad hoc explanations to account for novel observations. Notwithstanding that apparently clear-cut distinction, Lakatos emphasized that tables can be turned at any moment: a successful program may start to degenerate and a competing program could

overcome a rough patch, becoming progressive once again. Moreover, at this point it is necessary to remember that the methodology proposed by Lakatos is *exclusively retrospective*: it provides neither forward-looking assessments of present competing scientific research programs, nor delineates strong criteria to rationally conduct the business of theory appraisal (for an analysis, see Hacking 1979). His friend and colleague, Paul Feyerabend, fiercely criticized Lakatosian methodology—in the book *Against Method* (1975)—because it ‘could not function as a good device’ for advising on current scientific work. For Lakatos himself, the progressiveness or degeneracy of a SRP could only be asserted through historiographical work; thus, by resorting to Lakatosian schemes, the proponents of the EES cannot claim that the SET should be abandoned because their conceptual framework is, in some sense, superior (as was hinted in Laland et al. 2014; a position that was later changed in Laland et al. 2015), if they wish to remain congruent with the philosophical standpoint they openly chose. Furthermore, even though the entire list of predictions (delineated in Laland et al. 2015) set to be tested by the Templeton Foundation’s project turned out to be successful, the proponents of the EES cannot claim that their research program will entail future achievements and that it is *progressive* (for Lakatos, that is something only historians can decide). According to Lakatos, successful predictions do not guarantee, by any means, future successes: the EES can start in a progressive path and end up in disparagement, being overpassed by a renewed SET. In Lakatosian terms, then, the EES movement could prove to be transitory, and subject to the rhetoric and sociological contexts of evolutionary biology that surely will unfold in the next few years.

The Modern Synthesis was articulated and elaborated around the time a strong and over-arching tradition of philosophy of science (i.e., logical empiricism) was gaining ground<sup>4</sup> (for historical and philosophical overviews, see Smocovitis 1996; Callebaut 2010, respectively). Although not mentioned or recognized very often, the architects of the MS and logical empiricists shared epistemological commitments (Delisle 2009): ideals of a unified science and compact explanatory structures capable of dealing with numerous and multifarious phenomena. There are communicating vessels between this philosophical heritage and the interpretations that regard the Extended Evolutionary

<sup>4</sup> In the traditional narratives, it was not until a few decades later that what we properly call ‘philosophy of biology’ was born (Palma 2015). Philosophy of biology integrated aspects, reformulations and critiques to the blind spots and flaws of twentieth-century philosophy of science—e.g. the rejection to strict determinism, ‘universal laws’ and physicalist epistemologies, accepting, instead, probabilistic predictions and historical explanations (see Mayr 2004)—as well as the unique theoretical and empirical developments of a mature biology (Palma 2015). For a different and robust historiography on the origins of philosophy of biology, see Nicholson and Gawne (2015).

Synthesis as a unification—a new compact explanatory structure—of disparate concepts, puzzling phenomena and scientific disciplines, such as the vision portrayed in Fig. 1 (for a discussion, vide supra). Framing the EES as a persisting Kuhnian paradigm or as an alternative Lakatosian research program are not the only possible philosophical avenues to think about theoretical change or the possible interpretations of what the label ‘Extended Evolutionary Synthesis’ stands for<sup>5</sup> and what resignifications may entail. We think that maybe the right metaphors of scientific change are not at play. It is relatively easy to use worn-out notions such as ‘paradigm’ or ‘scientific research program’. A bigger challenge for philosophers and historians of biology is to come up with different metaphors or models of scientific change to comprehensively characterize the structure of scientific frameworks. We agree with Love (2010) that there is no ‘one and only’ correct way of thinking about evolutionary theory (or *theories*, we may add) and that epistemological perspectives should be discussed in a ‘pluralistic stance’ (sensu Kellert et al. 2006), gauging the alternatives with its advantages, disadvantages, biases and heuristic values. Contrary to the pursuit for the hegemonic ascent of a single view to apprehend the EES, we prefer alternative images in which pluralism can thrive (see Casanueva 2016). In what follows, we propose one of such outlooks in order to start the discussion, though we do not claim that it is an unblemished view.

### Alternative interpretations of the ‘emerging structure’ of the EES

For evolutionary biologists, there is a pervasive tendency to think that “evolutionary theory [here referring to the theoretical structure or the central tenets of the MS] is a cohesive unit, which maintains a single structural packaging of its theoretical content” (Love 2013; p. 327; text inside brackets added). On the other hand, many philosophers of biology have contended that the MS cannot be represented as a single comprehensive scientific theory (e.g., Wassermann 1981; Burian 1988; Callebaut 2010; Love 2013). Werner Callebaut (2010) characterized the ‘evolution of evolutionary thinking’, since the onset of the MS, as an open-ended dialectical history of simultaneous unifying and disunifying tendencies: this comment bolsters the view that it is more suitable to think of the MS as a “flexibly structured network of concepts and models” (p. 457) rather than as a

<sup>5</sup> Other possibilities would include conceptualizing the EES, just as the MS was conceived in past decades, as a multi-field theory (sensu Darden 1986) or, following Wassermann (1981), as a hypertheory that subsumes subordinate theories that deal with different but complementary evolutionary mechanisms; for additional discussions, see Love (2013, 2017).

*bona fide* theory, as they are usually conceptualized by classical philosophical traditions. Accordingly, we do not see the EES as a single theory or as something akin to a new compact explanatory structure revolving around a unified core (something Pigliucci 2009, Fig. 1 and the other portrayals of the EES revised before seem to imply; see also Reiss 2012). The invocation of spatial containment metaphors to depict the EES (remarkably, the image of a nested set of ellipses or its variations that presume that what is needed to extend the MS/SET is merely to enlarge its conceptual bucket) is followed by another unwanted assumption: that its theory structure is relatively uncomplicated, consisting of an organized system with a central core and some regional satellites, although their specific relations remain unstated (Love 2013; see also Love 2017 for other critiques of the inadequacy of spatial containment metaphors to characterize evolutionary biology).

Alternatively, we think that the mature structure of the EES might not be characterized by a new harmonious set of perfectly consistent theories (in contrast to what has once been claimed for the case of the MS, see Mayr 1963; p. 8). Instead, we propose the image of a large network of models and interweaved representations that, instantiated in diverse practices, are connected and related in multiple ways.<sup>6</sup> In their review of Pigliucci and Müller (2010a), Handschuh and Mitteroecker (2012) informally suggested that the gestation and maturation of the EES, in an analogy to the historical development of the MS, can follow defined stages: after the expansion of the remodeled MS framework by adding concepts of innovative research fields (i.e., the second stage of their periodization), a new core, much more diverse and thus much looser in interdependency, could be accepted by consensus, “integrating the spectrum of concepts to a weblike theoretical network” (p. 19). This view is different from ours because we think that the EES could be articulated around a paraconsistent network (or group of networks) of evolutionary models, practices and representation systems, with edges and nodes that change their position and centrality as a consequence of the co-construction and stabilization of facts and historical discussions revolving around the *epistemic goals* of evolutionary biology.

### Units and goals in the epistemology of the EES

Epistemic goals are complex scientific problems consisting of a set of related questions (Brigandt 2010). Ingo Brigandt (2010) recognizes these are synonyms to Alan Love’s notion of ‘problem agenda’ (see Love 2008, 2010). Love (2010) has suggested an “erotetic (pertaining to questioning) structure for

<sup>6</sup> This idea emerged in the context of an academic collaboration with Mexican philosopher of science Mario Casanueva López (UAM-Cuajimalpa, Mexico).

evolutionary theory, which characterizes a synthesis in terms of multiple problem agendas exhibiting complex but coordinating relationships” (p. 404). Each epistemic goal or problem agenda is associated with ‘criteria of adequacy’, which, given current empirical and conceptual background knowledge, set standards for what counts as an adequate solution (i.e., what shape a satisfactory explanation has to take), thus forming the overall *explanans* for a particular *explanandum* (Brigandt 2010). For example, an epistemic goal for Evo-Devo (or, as some would claim, for contemporary evolutionary biology as a whole) is the explanation of evolvability (Wagner 2015; Nuño de la Rosa 2017) and evolutionary novelties (Brigandt 2010; Brigandt and Love 2010, 2012). In contrast, as stated by Pigliucci and Müller (2010b), a primary goal for an ‘extended synthesis’—and/or for the EES—is to provide a causal-mechanistic account of phenotypic evolution. To be sure, an epistemic goal for the EES sensu Laland et al. (2015) is to give a mechanistic explanation of the origin and maintenance of functional and selectable phenotypic variation (with its genetic and non-genetic sources). Another important epistemic goal for the EES is to understand the constructive roles organisms play shaping their own development and evolution, and how they change their environments (through niche construction and other ontogenetic processes) in evolutionary meaningful ways (Laland et al. 2015).

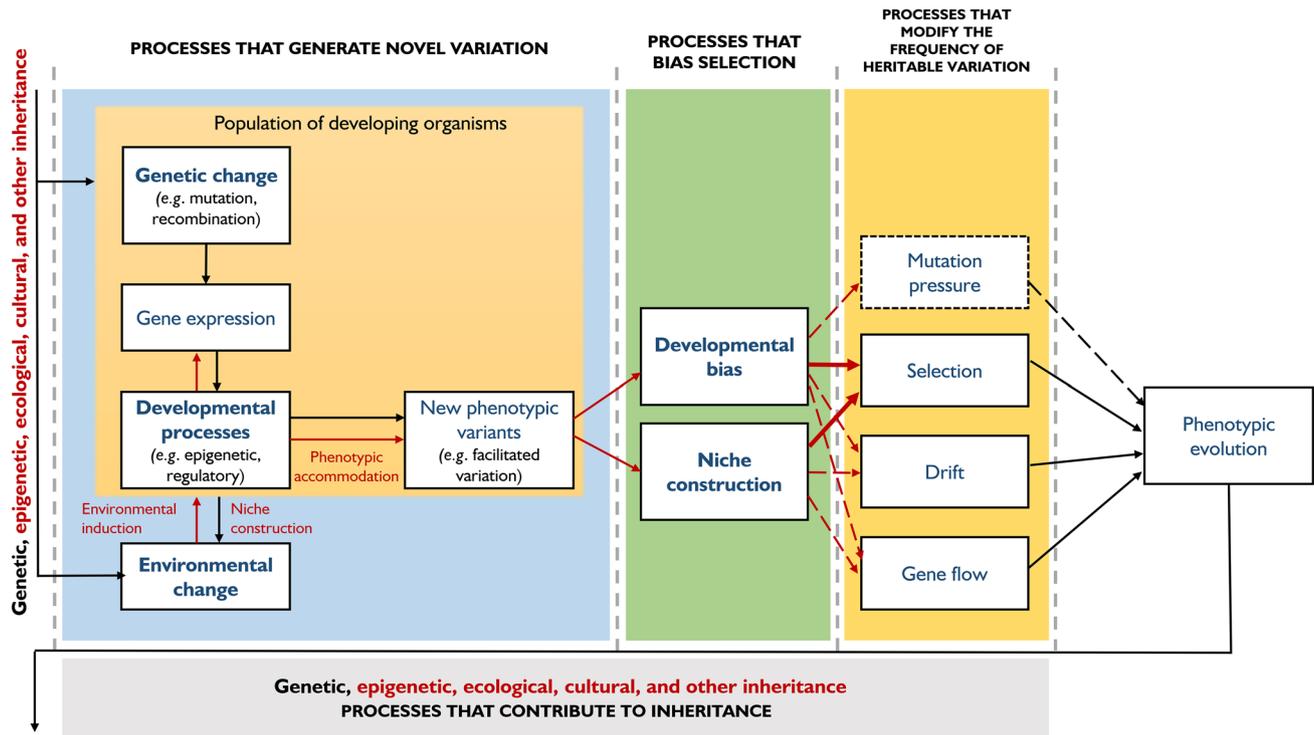
In our scheme, classic Neo-Darwinian elements (e.g., natural selection) would not be at the center or core of this imagined diffuse network (because it will be devoid of one) but would most likely be hubs in a more distributed and inclusive conceptual system of connections (for a different rebuttal of the idea of ‘core’ in evolutionary biology, see Love 2013). In this view, some local regions of the dynamical network(s)<sup>7</sup> would be more robust than others, but none would remain strictly fixed. Such conceptual architecture of the EES would allow explanatory schemes of multilevel causation (sensu Martínez and Esposito 2014), pertinent to the undeniable ontological complexity of biological processes (e.g., morphogenesis) that involve systemic properties across several levels of organization.

In the current state of affairs, whereas portrayed as a big change (see the ‘Yes, urgently’ standpoint in Laland et al. 2014) or as a more nuanced pluralistic alternative framework that hinders the hegemony of the ‘traditional view’ (see Laland et al. 2015), the EES is beginning to outline its structure with a representation not as tidy as a single ‘theory’, but with a

much more complex picture bearing resemblance to a diffuse net (Fig. 2). The framework of the EES emphasizes the role of constructive processes in development and evolution, a broader conception of transgenerational inheritance that encompasses many forms of non-genetic variation, and reciprocal representations of causation (Laland et al. 2015). Laland et al. (2015) grant that the impetus for an EES is “undoubtedly complex and multifaceted” (p. 3); nevertheless, they deemed convenient to concentrate their arguments about the incipient structure, assumptions and predictions of the EES on insights derived mainly from four research areas with convergent themes: in their own usage, “developmental plasticity”, “inclusive inheritance”, “niche construction”, and “evolutionary developmental biology” (hence leaving out of the account some important subjects, such as physiology, that had been already discussed under extended evolutionary schemes, see Noble et al. 2014).

There is no question that the paper by Laland et al. (2015) was a commendable first effort to construct a coherent structure for the EES, since one of the main criticisms it had received by then from multiple camps is that the notion of an ‘Extended Evolutionary Synthesis’ is just a grandiloquent label with an unfathomable common theoretical thread, besides fighting the straw-man of gene-centrism (on these points, see the criticism of Pievani 2016a). Notwithstanding the importance of their meaningful effort, we have detected some misunderstandings that arise from their ambiguous usage of ‘structure’, a tricky philosophical term. The challenges to the SET accentuated by the EES refer to “how evolutionary theory is structured and not simply whether more content must be included” (Love 2017; p. 161). Thorough analyses of the epistemological aspects of science involve making a distinction between the ‘structure’ and ‘content’ of theories and conceptual frameworks. Considerations about the structure of theories, for instance, pertain to the nature of scientific theories themselves (Love 2010) and to questions such as: How is knowledge organized within a circumscribed domain called ‘theory X’? Does the organization of knowledge of a particular theory resemble other scientific theories? In which ways is different or similar? What are the contours of a scientific theory? Should we organize the content of theories following certain epistemic ground rules? (see Love 2017). For philosophers of science, three families of perspectives on the structure of scientific theories are operative (Winther 2015a): the *syntactic view* (in which theories are conceived as axiomatized collections of sentences, i.e., syntactic logical reconstructions), the *semantic view* (where theories are conceived as collections of nonlinguistic models open to semantically meaningful mathematical modeling), and the *pragmatic view* (according to which theories are conceived as amorphous and complex entities closely tied to function and context, consisting variably of sentences, models, exemplars, problems, standards, skills, practices and tendencies). Regardless of the philosophical standpoint, the issue we want to highlight is that the content of scientific theories gets organized by

<sup>7</sup> A possibility that may be worth exploring further is that, for a given moment in time, there could be more than one topological configuration of the EES existing simultaneously. For Love (2013; p. 332), in evolutionary biology we can see a “(...) multiplicity of theory structures constructed from the heterogeneity of methodological and epistemological goals” (italics added); in the future, if the EES reaches far-ranging acceptance, we could have many EES structures in the cases where distinct situated communities of evolutionary biologists follow different epistemic goals.



**Fig. 2** The recently stated ‘structure’ of the Extended Evolutionary Synthesis, redrawn and modified from Laland et al. (2015), maintaining the concepts and solid/dotted arrows portrayed there, with indication of the interacting ‘processes’ that generate novel variants (e.g., genetic change, developmental processes), bias selection (i.e., niche construction and developmental bias), modify the frequency of heritable variation (i.e., evolutionary forces acting in a population genetics context) and contribute to inclusive transgenerational inheritance (a broadened conception that includes genetic, epigenetic, ecological and cultural inheritance). Concepts shown in red are those emphasized and advocated by the EES, but subsumed, disregarded

scientists and philosophers in *epistemic units* (e.g., models, concepts, exemplars, explanations, problems, practices) that relate to each other in defined ways, thereby delineating a structure.<sup>8</sup> The purported ‘structure’ of the EES in Laland et al. (2015) depicts the relations between classic Neo-Darwinian evolutionary causes (e.g., natural selection, genetic drift) and several additional classes of processes that are newly recognized evolutionary causes (including those that generate novel variation, bias selection and contribute to inheritance), without making explicit how the content (i.e., processes important for biological evolution) should be organized in related epistemic units. For a plural conceptual framework such as the EES, the ambiguity of Laland and collaborators’ characterization of its ‘structure’ lies in its uncertainty regarding the organizational representation of (the relevant) evolutionary processes—i.e.,

<sup>8</sup> Theories can also be epistemic units for wider conceptual frameworks (e.g. hypertheories, see Wassermann 1981) that embrace several complementary theories or models.

or deemed negligible by more traditional perspectives. In their original diagram, concepts here written in bold, in our opinion exhibited ambiguous meanings produced by confusions or not sufficiently explicit distinctions between epistemic units and the ontology of natural processes. The peach-colored rectangle demarcates the boundaries of a population of developing organisms. The blue rectangle encompasses processes that generate novel variants; the green rectangle encompasses processes that bias selection; the yellowish rectangle encompasses processes that modify the frequency of heritable variation. Finally, the gray rectangle encompasses processes that contribute to inclusive transgenerational inheritance (color figure online)

if they are depicted/contained in models, concepts, theories, explanations and/or other epistemic units connected in defined manners. Thematically expanding an evolutionary framework by means of recognizing several additional classes of related evolutionary processes does not suffice to understand the meaningful changes these new components may bring to its conceptual architecture<sup>9</sup>: the clarification of how knowledge about the processes of evolution is organized into distinct and connected epistemic units (i.e., how content is structured) is needed. We show that in Fig. 3 by projecting in two separate but coordinate planes the recently stated ‘structure’ of the EES

<sup>9</sup> A quote from Love (2013; p. 328) is insightful in that regard: “(...) new findings and conceptual developments may involve the reorganization or rearrangement of theory components, even if they do not ‘overthrow’ existing foundations. Part of the call for an EES could be a complaint about how evolutionary theory organizes biological knowledge and guides inquiry, not simply about whether it contains all of the relevant parts”.



into the working framework of the EES<sup>11</sup>; epistasis and extinction (important for the defenders of the SET) are being overlooked (see the ‘No, All is Well’ stance in Laland et al. 2014). This could be a reflection of what Ingo Brigandt has seen as a key component of explanatory integration: “solving a complex problem [an epistemic goal] need not require the stable synthesis of different biological fields or the development of genuine interfield theories, as smaller epistemic units [concepts, explanations, methods] from traditional disciplines can be related solely for the purposes of a specific problem” (Brigandt 2010; text inside brackets added). The next section of this article deals with what epistemic units (sensu Brigandt’s epistemology of explanatory integration) of Evo-Devo are present or still missing from the emerging architecture of the EES.

### **How Evo-Devo and the EES are formally related? What key themes of Evo-Devo are not (yet) formally integrated into the conceptual foundations of the EES?**

In the same way we should be wary of the doubtful characterizations that regard the MS as a single comprehensive scientific theory, we should remain skeptical of the claims that depict present Evo-Devo as a single unified theory (see Nuño de la Rosa 2014 for a brief analysis). Moreover, in recent times, the field has suffered a vertiginous expansion with the incorporation of conceptual and technical tools from many subdisciplines, including genomics, ecological and quantitative genetics, the study of developmental plasticity, ecology, paleontology, cell and systems biology, theoretical biology, behavioral sciences, population genetics and a large etcetera (Abouheif and Sears 2015; a trend originally identified by Müller 2007a). As a consequence, the boundaries of evolutionary developmental biology are becoming blurred and harder to demarcate, and so its goals and questions. This is one of the reasons why it is not at all clear how Evo-Devo should be formally integrated into the current evolutionary synthesis<sup>12</sup> or into the pluralistic EES.<sup>13</sup> Of the different calls to ‘extend’ the MS that have appeared in recent years, the

presence of Evo-Devo (with varying degrees) is, probably, the commonest constituent of all (e.g., Pigliucci 2007; Müller 2007b, 2014; Carroll 2008; Weber 2011), with a shared need to explain the nature and origin of organic form (Love 2017). Despite its epistemic uncertainties, Evo-Devo has achieved a great degree of maturity and recently has been portrayed as a ‘trading zone’ (sensu Peter Galison) due to the complex co-existence of a “variety of disciplines, styles, and paradigms negotiating heavily with one another” (Winther 2015b; p. 459). Given the relentless ‘coming of age’ of the discipline, the time is right to start posing questions about its formal relationships to the EES: How much of Evo-Devo is actually present (integrated or floating isolated) in the current characterizations (i.e., Laland et al. 2015) of the EES? Is it true that “Evo-Devo shapes the Extended Synthesis”? (as claimed in the title of Müller 2014). How the included key themes and epistemic units of Evo-Devo are contributing to shape and alter the trajectories of that nascent framework? Which key themes and epistemic units are foreshadowed or plainly absent? How international practicing scientists of the burgeoning Evo-Devo community are using (or abstaining to use) the framework of the EES in the design of experiments and/or in the interpretation of empirical data?

Not long ago, Gerd Müller remarked that it is still early to grasp the precise appearance of the EES, but it will surely include “an account of the evolution of novelty and complexity, and the dominance of the variation-in-populations approach will recede. Such change entails significant shifts in theory structure, accounting—among other factors—for the dynamics of development, multiple levels of selection, different forms of inheritance, and reciprocity between environment and organismal activity” (Müller 2014; p. 121). Laland et al. (2015) asserted clearly the importance of developmental constructive processes in evolution, and it has been said before that one of the critical aims of the EES is to identify and explain the causal forces of developmental mechanisms that have an essential role in the evolution of organic form (Pigliucci and Müller 2010b; Martínez and Esposito 2014). Just by looking at the pronouncements in the selected references above, one may argue that Evo-Devo’s most simple and fundamental tenet (i.e., knowledge of development is mandatory to fully understand evolutionary processes; stated in Hall 1992; Wagner 2000), is undeniably present in the current state of the EES. But does this mean that the notion of ‘constructive development’ (CD; sensu Laland et al. 2015) is one of the main contributions of Evo-Devo to the EES? We regard that view as inaccurate and partial. Several elements are encapsulated in the notion of CD: non-programmed ontogenies that co-construct its own developmental trajectories (internal and external states) by means of plastically responding to, integrating and shaping environmental cues with causal parity and reciprocal causation. Furthermore, for Laland et al. (2015; p. 6), “the

<sup>11</sup> Although one could interpret Fig. 2 as something akin to a construction chain.

<sup>12</sup> For three different accounts of the tensions that exist between Evo-Devo and the Modern Synthesis, consult Minelli (2010), Laubichler (2010), Craig (2015). They address, respectively, the viable possibility of integration, the insurmountable obstacles for doing so, and the possible pluralist co-existence of both as individual conceptual frameworks in evolutionary biology. Amundson (2005) is a good historical complement to these debates.

<sup>13</sup> Fusco (2015) places the blame on the flawed and insufficient theoretical work being conducted; other scientific or sociohistorical reasons will not be addressed here.

developing organism cannot be reduced to separable components, one of which (e.g., the genome) exerts exclusive control over the other (e.g., the phenotype). Rather, causation also flows back from ‘higher’ (i.e., more complex) levels of organismal organization to the genes (e.g., tissue-specific regulation of gene expression).” CD does not assume a bijective function (i.e., a one-to-one correspondence) between genotype and phenotype, nor grants causal privilege and programmatic jurisdiction to genes driving individual development; instead, the developmental system is viewed as responding flexibly and creatively to internal and external inputs, through condition-dependent gene expression, and through physical properties of cells and tissues and ‘exploratory behaviors’ of several systems. To say it with their adagio: “Organisms are not built from genetic ‘instructions’ alone, but rather self-assemble using a broad variety of inter-dependent resources” (Laland et al. 2015; p. 6). Taking those views into account,<sup>14</sup> we argue that the notion of (constructive) development (as used by Laland et al. 2015) cannot be derived entirely from Evo-Devo; it stems from many sources, including developmental systems theory (Oyama 1986), studies of cognition and behavior (see Gottlieb 1992; Oyama et al. 2001), developmental plasticity<sup>15</sup> (see West-Eberhard 2003) and, of course, evolutionary developmental biology. The preceding statement gains more ground when we recognize that the very notion of ‘development’ is contentious for developmental biology and Evo-Devo (see Minelli and Pradeu 2014). We therefore think that the concept of CD (crucial for Laland et al. 2015) is not the same notion of ‘development’ most Evo-Devo practitioners and developmental biologists have in mind (they usually harbor a multiplicity of heterogeneous concepts and operational definitions of development, if one at all; see Pradeu et al. 2016). Not many evodevoists conceptualize developing organisms as hierarchical systems (in which different levels of organization interact in complex ways) that result from interactive and co-constructive processes and causes

(e.g., evolutionary, ecological, developmental), and not mere products of closed or partially open genetic programs; even fewer evodevoists would go as far as to embrace the principle of causal parity. Likewise, it has been stressed that most of contemporary Evo-Devo research is not ‘Devo research’ per se, but is focused predominantly on genetics/genomics and new sophisticated molecular methods, concealing development to the background (Diogo 2016). In the words of Armin Moczek (2012), in current Evo-Devo we see “Too many genes, too little development” (p. 116).

We now focus our attention to other presently incorporated and absent epistemic units of Evo-Devo in the EES. A recurring theme in Laland et al. (2015) is the attention given to the fact that phenotypic variation can be biased by the processes and dynamics of development, channeling the evolution (i.e., increasing the probability of occurrence) of certain functional forms and restricting the possible space of realized forms. Developmental bias (e.g., the nonrandom numbers of meristic elements in the body plans of metazoans) is, by far, the most frequently deployed epistemic unit of Evo-Devo in the discussion of the structure and assumptions of the EES in Laland et al. (2015). Another important key theme for Evo-Devo, *facilitated variation* (see Kirschner and Gerhart 2005), is used as a conceptual scaffold for explaining the existence of phenotypic variation that is channeled and directed toward functional types (developmental bias): the ‘core processes’ of development concurrently exhibit high robustness and exploratory behaviors that allow them to stabilize and select certain states over others (Laland et al. 2015). Additional key themes of Evo-Devo are marginally mentioned throughout the discussion: for instance, we see the recognition of the existence of modularity in developmental systems and differential coupling and decoupling of phenotypic modules (p. 3); it is mentioned once in the text that phenotypic variation is often the result of alterations in the timing, location, amount or type of gene products brought about by changes in gene regulatory machinery (p. 3; processes that Wallace Arthur has organized under the label ‘developmental repatterning’; see Arthur 2011). The important issue of the evolvability of biological systems, a fundamental topic for Post-Dahlem evolutionary biology (see Wagner 2015), even portrayed by some evodevoists as the proper focus of their discipline (see Hendrikse et al. 2007), appears in the tables and figures of the article, but with only one mention in the *corpus* of the text (Laland et al. 2015; p. 3). In summary, Evo-Devo ideas discussed in Laland et al. (2015) represent a small fraction of the themes and concepts that, throughout recent history, have been deemed important or fundamental for the discipline. We have prepared a non-exhaustive list of such key themes in Table 1. Of all the terms listed in Table 1, only developmental bias, facilitated variation, and to a considerable lesser extent, modularity and evolvability were used as epistemic

<sup>14</sup> We have selected, for the consideration of the reader, three additional fragments of Laland et al. (2015) where the prominence of developmental processes and developmental frameworks is patent: “Parent–offspring similarity occurs not only because of transmission of DNA, but because parents transfer a variety of developmental resources that enable reconstruction of developmental niches” (p. 4); “Niche construction also influences ontogeny and constitutes an important way in which environmental factors are incorporated into normal development, sometimes to become as dependable as genomic factors” (p. 4); “Too much causal significance is afforded to genes and selection, and not enough to the developmental processes that create novel variants, contribute to heredity, generate adaptive fit, and thereby direct the course of evolution” (p. 6).

<sup>15</sup> Laland and collaborators consider that Evo-Devo is in no position to subsume or engulf the study of developmental plasticity (see Laland et al. 2015).

**Table 1** A non-exhaustive list of key themes that have been deemed important or fundamental at some point of the history of the field of Evo-Devo

<b>Developmental bias/developmental constraint</b> (Martínez 2009; Caponi 2012; Müller 2014)	<b>Facilitated variation</b> (Kirschner and Gerhart 2005; Müller 2014)	<b>Evolvability</b> (Hendrikse et al. 2007; Müller 2007b; Wagner 2015)
Phenotypic plasticity (West-Eberhard 2003; Sommer 2009)	<b>Modularity</b> (von Dassow and Munro 1999; Callebaut and Rasskin-Gutman 2005; Müller 2014)	Developmental symbiosis (Gilbert et al. 2015)
Homology (Wagner 2014)/homology thinking (Wagner 2016)	Deep homology (Shubin et al. 2009; Held 2017)	Character identity networks (ChINs; Wagner 2007, 2014)
Pleiotropy (Pavličev and Wagner 2012)	Robustness (Bateson and Gluckman 2011)	Genetic tool-kit (Carroll et al. 2001; Wilkins 2014)
Developmental repatterning (Arthur 2011)	Heterochrony (Raff and Wray 1989; McKinney and McNamara 1991)	Gene regulatory network evolution (Davidson 2006; Carroll 2008; Rebeiz et al. 2015)
Innovation triad (origination, innovation, novelty; Müller and Newman 2005)	Epigenetic innovation (Müller 2014)	Dynamical patterning modules (DPMs; Newman and Bhat 2009)
Generic self-organizing properties of developmental systems (Newman 2003)	Body plan (Arthur 1997; Willmore 2012)	Developmental system drift (True and Haag 2001; Müller 2014)
Phylootypic stage/developmental hourglass (Irie and Kuratani 2014; Wagner 2015)	Gene co-option (Arthur 2002)	Internal selection (Arthur 2002; Caponi 2012)
Emergence (Müller 2007b)	Generative entrenchment/burden (Arthur 2002)	Organization (Müller 2007b)

According to some authors, each cell in the table is a putative epistemic unit of Evo-Devo (although we recognize some of them overlap). Bold text highlights the epistemic units that were consistently used in Laland et al. (2015)

units by Laland et al. (2015) to outline the structure and assumptions of the EES.<sup>16</sup>

The potential for including more themes of evolutionary developmental biology and developmental evolution to the EES is enormous. Right now, we see the sum of the epistemic units of Evo-Devo incorporated in the EES as an ‘early ontogenetic stage’ with multiple open developmental trajectories. In a forthcoming, mature EES, for example, epistemic units of Evo-Devo (e.g., evolvability, developmental

bias, modularity, but also generative entrenchment, genetic tool-kit, GRN evolution, ChINs, DPMs) could be deployed, alongside epistemic units pertaining to niche construction theory and the views of inclusive inheritance and multilevel causation, to generate integrative explanatory frameworks that tackle macroevolutionary problems such as the evolution and diversification of bilaterian body plans in the early Cambrian (i.e., the so-called ‘Cambrian Explosion’). A good example of what we think are steps in that direction is the recent framework proposed by Laubichler and Renn (2015) to integrate regulatory networks and niche construction, designed to be equally applicable to cases of biological, social and cultural evolution. The semantic field of the concept of CD, as currently used in the EES (Laland et al. 2015), could also be enriched by augmenting the epistemic units derived from Evo-Devo, also following Laubichler and Renn (2015). Finally, proposals for a ‘theory of theory integration’ sensu Laubichler et al. (2018) could be contrasted with our philosophical treatment of explanatory and theoretical integration in the EES—based on the works of Brigandt and Love—to foster additional discussions.

## Concluding remarks

We do not interpret the EES as a continuous add-on extension of the SET, where whole new fields, concepts, models and theories are coalescing around a Neo-Darwinian core. Moreover, we do not consider that the EES looks like a *bona fide* extension at all, as its name implies. It seems that

<sup>16</sup> Eva Jablonka and Marion Lamb (pers. comm, July 2017) raised the concern that, by focusing on “just one paper”, we may be acting uncharitably or unfairly to gauge the contributions of Evo-Devo (or of any other research field) to the EES; that to settle the matter of the relative contributions of different fields of research to the structure of the EES, we should wait for a full-length exposition, similar to Huxley’s 1942 book, to appear. Although we agree with them (and encourage them to take up to task to write such book) in the sense that our philosophical analysis about the structure of the EES is preliminary and somewhat sketchy, we need to stress that it is just a response to one of the objectives laid out explicitly in Laland et al. (2015: p. 3): “Our objective here is to add substance to these debates by providing a clear statement of the structure, assumptions and predictions of the EES that is useful to both enthusiasts and skeptics, allowing its status as an alternative conceptual framework to be evaluated”. We shall add that *theory presentations* (see Griesemer 1984) are not philosophically innocuous as they reflect how scientists use their frameworks in *practice* and further demonstrate “how different structures are adopted to achieve specific methodological and epistemological goals in evolutionary theory” (Love 2017; p. 161) by means of idealizing some features while ignoring or concealing to the background other properties or variables of the systems under scrutiny (see also Love 2013).

only specific epistemic units, derived from Evo-Devo, niche construction theory, the study of developmental plasticity, Jablonka and Lamb's 'evolution in four dimensions' framework and certain elements of the SET, are being deployed by the proponents of the EES to outline its structure (see Laland et al. 2015). In the alternative image we have presented here, the EES could be articulated around a non-static network (or networks, perhaps) of evolutionary models, practices and representation systems, with edges and nodes that change their position and centrality following the developments of evolutionary biology and allied scientific disciplines. We further propose that the cohesive factor that connects these heterogeneous epistemic units is a set of shared epistemic goals—in particular, an understanding and acceptance of the constructive roles organisms play in shaping their own development and in changing their environments in evolutionary meaningful ways. We are aware that a challenge for the future will be to define with precision what constitutes an epistemic unit of the emerging EES (i.e., which criteria should be used to delimit the nodes of the network), if we want to move beyond philosophical abstraction and start engaging with the actual problems addressed by evolutionary biologists. While that philosophical work is underway, we also want to invite (other) philosophers of science and evolutionary biologists (especially Evo-Devo practitioners) to further suggest how Evo-Devo concepts and themes can be used as epistemic units for the consolidation of a pluralistic and integrative EES. Finally, we want to stress that, beyond worn-out Kuhnian or Lakatosian schemes, different philosophical insights are needed to better understand the interdisciplinary reconfiguration of evolutionary theories that are also opening to different fields of inquiry in the social and human sciences (for instance, a potential dialogue with anthropology; see Ingold 2018; pp. 104–105; see also Fuentes 2016). To better understand the emerging structure and the crucially important evolutionary processes emphasized by the Extended Evolutionary Synthesis, let's not settle for ready-made philosophical solutions.

**Acknowledgements** The authors acknowledge the advice and assistance of Fátima Sofia Ávila-Cascajares during the conception of Fig. 1, and thank Casandra Lizbeth Méndez-Martínez for her aid in the design of Fig. 1. Diana Martínez Almaguer and Julio César Montero Rojas (Graphic Design Unit, Instituto de Biología, UNAM) assisted in the design of all figures of the article. We also thank Mario Casanueva for discussions and his critical remarks about the structure of the EES. The comments and feedback received from Alan Love and Kevin Laland during the presentation of this work at the 2017 Meeting of the International Society for History, Philosophy and Social Studies of Biology (ISHPSSB) in São Paulo, Brazil, were valuable for the preparation of revised versions of this work; at the same meeting, we also benefited from conversations with Eva Jablonka, Marion Lamb and Jan Baedke about the sociological, epistemological and political dimensions involved in the EES debate. AFT is indebted to participants in the poster session of the Sixth Meeting of the European Society for Evolutionary Developmental Biology (Uppsala, July 2016), especially

to Mark Jonas. AFT also thanks Francesco Suman for comments on an earlier version of this manuscript and discussions on the structure of the EES and the pluralist landscape of contemporary evolutionism (Washington D.C., September 2016). FVS acknowledges facilities provided by libraries at the Instituto de Biología, UNAM and other academic institutions in Mexico City, Uppsala and London during his long-term research projects on the historiography, epistemology and sociology of biology. Finally, we thank an anonymous reviewer for critical comments which substantially improved the original manuscript. The authors declare that they have no conflict of interest, and that they did not receive any specific funding during the research and writing of this work.

## References

- Abouheif E, Sears K (2015) It's time to get together: announcing the new society for evolutionary developmental biology in the Americas. *Evol Dev* 17:1. <https://doi.org/10.1111/ede.12114>
- Amundson R (2005) The changing role of the embryo in evolutionary thought. Cambridge University Press, Cambridge
- Arthur W (1997) The origin of animal body plans. Cambridge University Press, Cambridge
- Arthur W (2002) The emerging conceptual framework of evolutionary developmental biology. *Nature* 415:757–764
- Arthur W (2011) Evolution: a developmental approach. Wiley, Hoboken
- Bateson P, Gluckman P (2011) Plasticity, robustness, development and evolution. Cambridge University Press, Cambridge
- Bonduriansky R (2012) Rethinking heredity, again. *Trends Ecol Evol* 27:330–336
- Bonduriansky R, Day T (2018) Extended Heredity. A New Understanding of Inheritance and Evolution. Princeton University Press, Princeton and Oxford
- Bonner JT (ed) (1982) Evolution and development. Springer, Berlin
- Brigandt I (2010) Beyond reduction and pluralism: toward an epistemology of explanatory integration in biology. *Erkenntnis* 73:295–311
- Brigandt I, Love AC (2010) Evolutionary novelty and the Evo-Devo synthesis: field notes. *Evol Biol* 37:93–99
- Brigandt I, Love AC (2012) Conceptualizing evolutionary novelty: moving beyond definitional debates. *J Exp Zool B Mol Dev Evol* 318:417–427
- Brooks DR (2011) The extended synthesis: something old, something new. *Evol Edu Outreach* 4:3–7. <https://doi.org/10.1007/s12052-010-0304-3>
- Burian RM (1988) Challenges to the evolutionary synthesis. In: Hecht MK, Wallace B (eds) Evolutionary biology, vol 23. Springer, New York, pp 247–269
- Callebaut W (2010) The dialectics of dis/unity in the evolutionary synthesis and its extensions. In: Pigliucci M, Müller GB (eds) Evolution: the extended synthesis. MIT Press, Boston, pp 443–481
- Callebaut W, Rasskin-Gutman D (eds) (2005) Modularity: understanding the development and evolution of natural complex systems. MIT Press, Cambridge
- Caponi G (2012) Réquiem por el centauro. Aproximación epistemológica a la biología evolucionaria del desarrollo. Centro de Estudios Filosóficos, Políticos y Sociales Vicente Lombardo Toledano, México
- Carroll SB (2008) Evo-Devo and an expanding evolutionary synthesis: a genetic theory of morphological evolution. *Cell* 134:25–36

- Carroll SB, Grenier JK, Weatherbee SD (2001) From DNA to diversity: molecular genetics and the evolution of animal design. Blackwell Science, Malden
- Casanueva M (2016) Redes y paisajes conceptuales en la Evo-Devo. *Metatheoria* 5:83–97
- Casanueva M, Martínez M (2014) Marcos causales y síntesis teóricas. *Acta Scientiae* 16:330–344
- Charlesworth D, Barton NH, Charlesworth B (2017) The sources of adaptive variation. *Proc Biol Sci* 284:20162864. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.2864>
- Craig L (2010) The so-called extended synthesis and population genetics. *Biol Theory* 5:117–123
- Craig LR (2015) Neo-Darwinism and Evo-Devo: an argument for theoretical pluralism in evolutionary biology. *Perspect Sci* 23:243–279
- Danchin E (2013) Avatars of information: towards an inclusive evolutionary synthesis. *Trends Ecol Evol* 28:351–358
- Darden L (1986) Relations among fields in the evolutionary synthesis. In: Bechtel W (ed) *Integrating scientific disciplines*. Nijhoff Publishers, Dordrecht, pp 113–123
- Davidson EH (2006) *The regulatory genome: gene regulatory networks in development and evolution*. Academic Press, San Diego
- Delisle RG (2009) Les philosophies du néodarwinisme: Conceptions divergentes sur l'homme et le sens de l'évolution. Presses Universitaires de France, Paris
- Delisle RG (2018) From Charles Darwin to the evolutionary synthesis: weak and diffused connections only. In: Delisle RG (ed) *The Darwinian tradition in context. Research programs in evolutionary biology*. Springer, Cham, pp 133–167
- Depew DJ, Weber BH (2011) The fate of Darwinism: evolution after the modern synthesis. *Biol Theory* 6:89–102
- Depew DJ, Weber BH (2013) Challenging Darwinism: expanding, extending, replacing. In: Ruse M (ed) *The Cambridge encyclopedia of Darwin and evolutionary thought*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 405–411
- Dieckmann U, Doebeli M (2005) Pluralism in evolutionary theory. *J Evol Biol* 18:1209–1213
- Diogo R (2016) Where is the Evo in Evo-Devo (evolutionary developmental biology)? *J Exp Zool B Mol Dev Evol* 326:9–18
- Duboule D (2010) The Evo-Devo comet. *EMBO Rep* 11:489
- Eldredge N (1985) *Unfinished synthesis: biological hierarchies and modern evolutionary thought*. Oxford University Press, Oxford
- Eldredge N (2008) Hierarchies and the sloshing bucket: toward the unification of evolutionary biology. *Evol Edu Outreach* 1:10–15
- Eldredge N, Pievani T, Serrelli E, Tëmkin I (eds) (2016) *Evolutionary theory: a hierarchical perspective*. University of Chicago Press, Chicago
- Endler JA, McLellan T (1988) The processes of evolution: toward a newer synthesis. *Annu Rev Ecol Evol* 19:395–421
- Fábregas-Tejeda A, Vergara-Silva F (2018) Hierarchy theory of evolution and the extended evolutionary synthesis: some epistemic bridges, some conceptual rifts. *Evol Biol* 45:127–139
- Feyerabend P (1975) *Against method*. New Left Books, London
- Fuentes A (2016) The extended evolutionary synthesis, ethnography, and the human niche: toward an integrated anthropology. *Current Anthropology* 57(S13):S13–S26
- Fusco G (2015) For a new dialogue between theoretical and empirical studies in evo-devo. *Front Ecol Evol*. <https://doi.org/10.3389/fevo.2015.00097>
- Futuyma DJ (2015) Can modern evolutionary theory explain macroevolution? In: Serrelli E, Gontier N (eds) *Macroevolution. Explanation, interpretation and evidence*. Springer, Cham, pp 29–85
- Futuyma DJ (2017) Evolutionary biology today and the call for an extended synthesis. *Interface Focus* 7(5):20160145. <https://doi.org/10.1098/rsfs.2016.0145>
- Gaddis JL (2002) *The landscape of history. How historians map the past*. Oxford University Press, Oxford
- Gilbert SF, Bosch TCG, Ledón-Rettig C (2015) Eco-Evo-Devo: developmental symbiosis and developmental plasticity as evolutionary agents. *Nat Rev Genet* 16:611–622
- Gottlieb G (1992) *Individual development and evolution*. Oxford University Press, Oxford
- Gould SJ (1980) Is a new and general theory of evolution emerging? *Paleobiology* 6:119–130
- Gould SJ (2002) *The structure of evolutionary theory*. Harvard University Press, Cambridge
- Grant B (2010) Should evolutionary theory evolve? *Sci* 24:24–31
- Griesemer JR (1984) Presentations and the status of theories. In: Asquit PD, Kitcher P (eds) *Proceedings of the 1984 Biennial meeting of the philosophy of science association, vol 1. Philosophy of Science Association, East Lansing*, pp 102–114
- Hacking I (1979) Imre Lakatos's philosophy of science. *Brit J Philos Sci* 30:381–402
- Hall BK (1992) *Evolutionary developmental biology*. Chapman & Hall, London
- Handschuh S, Mitteroecker P (2012) Evolution—the extended synthesis. A research proposal persuasive enough for the majority of evolutionary biologists? *Hum Ethol Bull* 27:18–21
- Held LI (2017) Deep homology? Uncanny similarities of humans and flies uncovered by Evo-Devo. Cambridge University Press, Cambridge
- Hendrikse JL, Parsons TE, Hallgrímsson B (2007) Evolvability as the proper focus of evolutionary developmental biology. *Evol Dev* 9:393–401
- Hoekstra HE, Coyne JA (2007) The locus of evolution: Evo Devo and the genetics of adaptation. *Evolution* 61:995–1016
- Irie N, Kuratani S (2014) The developmental hourglass model: a predictor of the basic body plan? *Development* 141:4649–4655
- Ingold T (2018) *Anthropology: Why It Matters*. Polity Press, Cambridge
- Jablonka E, Lamb MJ (2007) Précis of evolution in four dimensions. *Behav Brain Sci* 30:353–389
- Jablonka E, Lamb MJ (2014) *Evolution in four dimensions. Genetic, epigenetic, behavioral, and symbolic variation in the history of life (revised edition)*. MIT Press, Cambridge
- Jaeger J, Laubichler M, Callebaut W (2015) The comet cometh: evolving developmental systems. *Biol Theory* 10:36–49
- Kellert SH, Longino HE, Waters CK (2006) Introduction: the pluralist stance. In: Kellert SH, Longino HE, Waters CK (eds) *Scientific pluralism*. University of Minnesota Press, Minneapolis, pp vii–xxviii
- Kiger PJ (2016) Is it time for our understating of evolution to evolve? HowStuffWorks website. <http://science.howstuffworks.com/life/evolution/extended-evolutionary-synthesis-theory.htm>. Accessed 1 July 2017
- Kirschner MW, Gerhart JC (2005) *The plausibility of life: resolving Darwin's dilemma*. Yale University Press, Yale
- Kutschera U, Niklas KJ (2004) The modern theory of biological evolution: an expanded synthesis. *Naturwissenschaften* 91:255–276
- Lakatos I (1978) *The methodology of scientific research programmes. Philosophical papers, vol 1*. Cambridge University Press, Cambridge
- Laland KN, O'Brien M (2012) Cultural niche construction: an introduction. *Biol Theory* 6:191–202
- Laland K, Uller T, Feldman MW, Sterelny K, Müller GB, Moczek A, Jablonka E, Odling-Smee J, Wray GA, Hoekstra HE, Futuyma DJ, Lenski RE, Mackay TF, Schuler D, Strassmann JE (2014) Does evolutionary theory need a rethink? *Nature* 514:161–164
- Laland K, Uller T, Feldman MW, Sterelny K, Müller GB, Moczek A, Jablonka E, Odling-Smee J (2015) The extended evolutionary synthesis: its structure, assumptions and predictions. *Proc*

- R Soc Lond B Biol Sci 282:20151019. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1019>
- Laland K, Matthews B, Feldman MW (2016) An introduction to niche construction theory. *Evol Ecol* 30:191–202
- Laubichler MD (2010) Evolutionary developmental biology offers a significant challenge to the neo-Darwinian paradigm. In: Ayala FJ, Malden RA (eds) *Contemporary debates in philosophy of biology*. Wiley, Massachusetts, pp 199–212
- Laubichler MD, Renn J (2015) Extended evolution: a conceptual framework for integrating regulatory networks and niche construction. *J Exp Zool B Mol Dev Evol* 324:565–577
- Laubichler MD, Prohaska SJ, Stadler PF (2018) Toward a mechanistic explanation of phenotypic evolution: the need for a theory of theory integration. *J Exp Zool (Mol Dev Evol)* 330:5–14
- Lewens T (2016) *The meaning of science. An introduction to the philosophy of science*. Basic Books, New York
- Love AC (2008) Explaining evolutionary innovation and novelty: criteria of adequacy and multidisciplinary prerequisites. *Philos Sci* 75:874–886
- Love AC (2010) Rethinking the structure of evolutionary theory for an extended synthesis. In: Pigliucci M, Müller GB (eds) *Evolution: the extended synthesis*. MIT Press, Boston, pp 403–441
- Love AC (2013) Theory is as theory does: scientific practice and theory structure in biology. *Biol Theory* 7:325–337
- Love AC (2017) Evo-Devo and the structure(s) of evolutionary theory: a different kind of challenge. In: Huneman P, Walsh DM (eds) *Challenging the modern synthesis. Adaptation, development, and inheritance*. Oxford University Press, New York, pp 159–187
- Lynch M (2007) *The origins of genome architecture*. Sinauer Associates, Sunderland
- Martínez M (2009) Los constreñimientos del desarrollo y la integración EvoDevo: precisiones y distinciones en torno al tema. *Acta Biol Colomb* 14S:151–168
- Martínez M, Esposito M (2014) Multilevel causation and the extended synthesis. *Biol Theory* 9:209–222
- Mayr E (1963) *Animal species and evolution*. Harvard University Press, Cambridge
- Mayr E (2004) *What makes biology unique? Considerations on the autonomy of a scientific discipline*. Cambridge University Press, Cambridge
- McKinney ML, McNamara KJ (eds) (1991) *Heterochrony: the evolution of ontogeny*. Plenum Press, New York
- Minelli A (2010) Evolutionary developmental biology does not offer a significant challenge to the neo-Darwinian paradigm. In: Ayala FJ, Malden RA (eds) *Contemporary debates in philosophy of biology*. Wiley, Massachusetts, pp 213–226
- Minelli A, Pradeu T (eds) (2014) *Towards a theory of development*. Oxford University Press, Oxford
- Moczek AP (2012) The nature of nurture and the future of evo devo: toward a theory of developmental evolution. *Integr Comp Biol* 52:108–119
- Müller GB (2007a) Six memos for Evo-Devo. In: Laubichler MD, Maienschein J (eds) *From embryology to Evo-Devo: a history of developmental evolution*. MIT Press, Cambridge, pp 499–524
- Müller GB (2007b) Evo-devo: extending the evolutionary synthesis. *Nat Rev Genet* 8:943–949
- Müller GB (2014) EvoDevo shapes the extended synthesis. *Biol Theory* 9:119–121
- Müller GB (2017) Why an extended evolutionary synthesis is necessary. *Interface Focus* 7(5):20170015. <https://doi.org/10.1098/rsfs.2017.0015>
- Müller GB, Newman SA (2005) The innovation triad: an EvoDevo agenda. *J Exp Zool Mol Dev Evol* 304:487–503
- Nei M (2013) *Mutation-driven evolution*. Oxford University Press, Oxford
- Newman SA (2003) From physics to development: the evolution of morphogenetic mechanisms. In: Müller GB, Newman SA (eds) *Origination of organismal form*. MIT Press, Cambridge, pp 221–239
- Newman SA, Bhat R (2009) Dynamical patterning modules: a “pattern language” for development and evolution of multicellular form. *Int J Dev Biol* 53:693–705
- Nicholson DJ, Gawne R (2015) Neither logical empiricism nor vitalism, but organicism: what the philosophy of biology was. *Hist Philos Life Sci* 37:281–345
- Noble D (2015) Evolution beyond neo-Darwinism: a new conceptual framework. *J Exp Biol* 218:7–13
- Noble D, Jablonka E, Joyners MJ, Müller GB, Omholt SW (2014) Evolution evolves: physiology returns to centre stage. *J Physiol* 592:2237–2244
- Nuño de la Rosa L (2014) On the possible, the conceivable, and the actual in evolutionary theory. *Biol Theory* 9:221–228
- Nuño de la Rosa L (2017) Computing the extended synthesis: mapping the dynamics and conceptual structure of evolvability research front. *J Exp Zool B Mol Dev Evol* 328:395–411
- Odling-Smee FJ, Laland KN, Feldman MW (2003) *Niche construction: the neglected process in evolution*. Princeton University Press, Princeton
- Oyama S (1986) *The ontogeny of information*. Cambridge University Press, Cambridge
- Oyama S, Griffiths PE, Gray RD (eds) (2001) *Cycles of contingency: developmental systems and evolution*. MIT Press, Massachusetts
- Palma H (2015) Origen, actualidad y prospectiva de la filosofía de la biología. *CTS* 28:123–140
- Pavličev M, Wagner GP (2012) A model of developmental evolution: selection, pleiotropy and compensation. *Trends Ecol Evol* 27:316–322
- Pavličev M, Wagner GP (2015) Evolutionary systems biology: shifting focus to the context-dependency of genetic effects. In: Martin LB, Ghalambor GK, Woods HA (eds) *Integrative organismal biology*. Wiley, Hoboken, pp 91–108
- Pennisi E (2008) Modernizing the modern synthesis. *Science* 321:196–197
- Pennisi E (2016) Templeton grant funds evolution rethink. *Science* 352:394–395
- Peterson EL (2016) *The life organic: the theoretical biology club and the roots of epigenetics*. University of Pittsburgh Press, Pittsburgh
- Pievani T (2012) An evolving research programme: the structure of evolutionary theory from a lakatosian perspective. In: Fasolo A (ed) *The theory of evolution and its impact*. Springer, Italia, pp 211–228
- Pievani T (2016a) How to rethink evolutionary theory: a plurality of evolutionary patterns. *Evol Biol* 43:446–455. <https://doi.org/10.1007/s11692-015-9338-3>
- Pievani T (2016b) Hierarchy theory and the extended synthesis debate. In: Eldredge N, Pievani T, Serrelli EM, Tëmkin I (eds) *Evolutionary theory: a hierarchical perspective*. University of Chicago Press, Chicago, pp 351–364
- Pigliucci M (2007) Do we need an extended evolutionary synthesis? *Evolution* 61:2743–2749
- Pigliucci M (2009) An extended synthesis for evolutionary biology. *Ann N Y Acad Sci* 1168:218–228
- Pigliucci M (2018) Darwinism after the modern synthesis. In: Delisle RG (ed) *The Darwinian tradition in context. Research programs in evolutionary biology*. Springer, Cham, pp 98–103
- Pigliucci M, Finkelman L (2014) The extended (evolutionary) synthesis debate: where science meets philosophy. *Bioscience* 64:511–516
- Pigliucci M, Müller GB (eds) (2010a) *Evolution: the extended synthesis*. MIT Press, Boston

- Pigliucci M, Müller GB (2010b) Elements of an extended evolutionary synthesis. In: Pigliucci M, Müller GB (eds) *Evolution: the extended synthesis*. MIT Press, Boston, pp 3–17
- Pradeu T, Laplane L, Prévot K, Hoguet T, Reynaud V, Fusco G, Minelli A, Orgogozo V, Vervoort M (2016) Defining “development”. *Curr Top Dev Biol* 117:171–183
- Raff RA, Wray GA (1989) Heterochrony: developmental mechanisms and evolutionary results. *J Evol Biol* 2:409–434
- Raj K (2013) Beyond postcolonialism...and postpositivism: circulation and the global history of science. *Isis* 104:337–347
- Rebeiz M, Patel NH, Hinman VF (2015) Unraveling the tangled skein: the evolution of transcriptional regulatory networks in development. *Annu Rev Genomics Hum Genet* 16:103–131. <https://doi.org/10.1146/annurev-genom-091212-153423>
- Reiss JO (2012) Footnotes to the synthesis? *Metascience* 21:163–166
- Shubin N, Tabin C, Carroll S (2009) Deep homology and the origins of evolutionary novelty. *Nature* 457:818–823
- Sidlauskas B, Ganapathy G, Hazkani-Covo E, Jenkins KP, Lapp H, McCall LW, Price S, Scherle R, Spaeth PA, Kidd DM (2010) Linking big: the continuing promise of evolutionary synthesis. *Evolution* 64:871–880
- Smocovitis VB (1996) *Unifying biology: the evolutionary synthesis and evolutionary biology*. Princeton University Press, Princeton
- Sommer RJ (2009) The future of Evo-Devo: model systems and evolutionary theory. *Nat Rev Genet* 10:416–422. <https://doi.org/10.1038/nrg2567>
- Stanley SM (1981) *The new evolutionary timetable. Fossils, genes, and the origin of species*. Basic Books, New York
- Stoltzfus A (2017) Why we don’t want another “synthesis”. *Biol Direct* 12:23. <https://doi.org/10.1186/s13062-017-0194-1>
- Suman F (2016) An updated evolutionary research programme for the evolution of language. *Topoi*. <https://doi.org/10.1007/s11245-016-9419-7>
- Svensson EI (2018) On reciprocal causation in the evolutionary process. *Evol Biol* 45(1):1–14
- Tëmkin I, Eldredge N (2015) Networks and hierarchies: approaching complexity in evolutionary theory. In: Serrelli E, Gontier N (eds) *Macroevolution: explanation, interpretation, evidence*. Springer, Cham, pp 183–226
- True JR, Haag ES (2001) Developmental system drift and flexibility in evolutionary trajectories. *Evol Dev* 3:109–119
- von Dassow G, Munro E (1999) Modularity in animal development and evolution: elements of a conceptual framework for EvoDevo. *J Exp Zool* 285:307–325
- Waddington CH (1969) Paradigm for an evolutionary process. In: Waddington CH (ed) *Towards a theoretical biology*, vol 2. International Union of Biological Sciences & Edinburgh University Press, Paris, pp 106–123
- Wagner GP (2000) What is the promise of developmental evolution? Part I: Why is developmental biology necessary to explain evolutionary innovations? *J Exp Zool B Mol Dev Evol* 288:95–98
- Wagner GP (2007) The developmental genetics of homology. *Nat Rev Genet* 8:473–479
- Wagner A (2011) *The origins of evolutionary innovations*. Oxford University Press, Oxford
- Wagner GP (2014) *Homology, genes and evolutionary innovation*. Princeton University Press, Princeton
- Wagner GP (2015) Reinventing the organism: evolvability and homology in post-Dahlem evolutionary biology. In: Love AC (ed) *Conceptual change in biology. Scientific and philosophical perspectives on evolution and development*. Springer, Dordrecht, pp 327–342
- Wagner GP (2016) What is “homology thinking” and what is it for? *J Exp Zool B Mol Dev Evol* 326:3–8
- Wassermann GD (1981) On the nature of the theory of evolution. *Philos Sci* 48:416–437
- Weber BH (2011) Extending and expanding the Darwinian synthesis: the role of complex systems dynamics. *Stud Hist Philos Biol Biomed Sci* 42:75–81
- Welch JJ (2017) What’s wrong with evolutionary biology? *Biol Philos* 32:263–279
- West-Eberhard MJ (2003) *Developmental plasticity and evolution*. Oxford University Press, Oxford
- Whitfield J (2008) Biological theory: postmodern evolution? *Nature* 455:281–284
- Wicken JS (1987) *Evolution, thermodynamics and information: extending the Darwinian program*. Oxford University Press, New York
- Wilkins A (2014) “The genetic tool-kit”: the life-history of an important metaphor. In: Steelman JT (ed) *Advances in evolutionary developmental biology*. Wiley, Singapore, pp 1–14
- Willmore KE (2012) The body plan concept and its centrality in Evo-Devo. *Evol Edu Outreach* 5:219–230
- Winther RG (2015a) The structure of scientific theories. In: Zalta EN (ed) *The stanford encyclopedia of philosophy* (Spring 2016 Edition). <http://plato.stanford.edu/archives/spr2016/entries/structure-scientific-theories/>. Accessed 12 July 2016
- Winther RG (2015b) Evo-Devo as a trading zone. In: Love AC (ed) *Conceptual change in biology: scientific and philosophical perspectives on evolution and development, boston studies in the philosophy of science*, vol 307. Springer, Dordrecht, pp 459–482
- Zimmer C (2016) Scientists seek to update evolution. *Quanta magazine*. <https://www.quantamagazine.org/scientists-seek-to-update-evolution-20161122>. Accessed 1 July 2017

# Hierarchy Theory of Evolution and the Extended Evolutionary Synthesis: Some Epistemic Bridges, Some Conceptual Rifts

Alejandro Fábregas-Tejeda<sup>1,2</sup>  · Francisco Vergara-Silva<sup>1</sup>

Received: 14 July 2017 / Accepted: 24 October 2017 / Published online: 1 November 2017  
© Springer Science+Business Media, LLC 2017

**Abstract** Contemporary evolutionary biology comprises a plural landscape of multiple co-existent conceptual frameworks and strenuous voices that disagree on the nature and scope of evolutionary theory. Since the mid-eighties, some of these conceptual frameworks have denounced the ontologies of the Modern Synthesis and of the updated Standard Theory of Evolution as unfinished or even flawed. In this paper, we analyze and compare two of those conceptual frameworks, namely Niles Eldredge’s Hierarchy Theory of Evolution (with its extended ontology of *evolutionary entities*) and the Extended Evolutionary Synthesis (with its proposal of an extended ontology of *evolutionary processes*), in an attempt to map some epistemic bridges (e.g. compatible views of causation; niche construction) and some conceptual rifts (e.g. extra-genetic inheritance; different perspectives on macroevolution; contrasting standpoints held in the “externalism–internalism” debate) that exist between them. This paper seeks to encourage theoretical, philosophical and historiographical discussions about pluralism or the possible unification of contemporary evolutionary biology.

**Keywords** Hierarchy Theory of Evolution · Extended Evolutionary Synthesis · Niche construction · Unfinished Synthesis · Macroevolution · Reciprocal causation

✉ Alejandro Fábregas-Tejeda  
fabregas\_alejandro@ciencias.unam.mx

✉ Francisco Vergara-Silva  
fvs@ib.unam.mx

<sup>1</sup> Instituto de Biología (Jardín Botánico), Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito Exterior Ciudad Universitaria S/N, 04510 Mexico City, Mexico

<sup>2</sup> Posgrado en Filosofía de la Ciencia, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City, Mexico

“(…) the problem with contemporary evolutionary theory is not that its essential neo-Darwinian paradigm is incorrect. The problem is that the consistency argument of the synthesis (...) is itself troubled. That argument says that the core neo-Darwinian paradigm (the theory that deals with the origin, maintenance, and modification of within-population genetic structure) is consistent with all other known evolutionary phenomena. This credo, innocuous and undeniable as it is, has been expanded to mean that the neo-Darwinian paradigm of selection plus drift, are both necessary and sufficient to explain all other known evolutionary phenomena. My position here, and the position of all other doubters of the completeness of the synthesis that I know of, is simply that the neo-Darwinian paradigm is indeed necessary—but is not sufficient—to handle the totality of known evolutionary phenomena. And it may not even be necessary to explain certain particular phenomena. It is thus not a matter of either/or”

Niles Eldredge (1985, p. 119)

## Unfinished Ontologies of the Modern Synthesis: The Hierarchical Structure of Nature and the Neglected Processes in Evolutionary Thought

Written almost 35 years ago, the words of Niles Eldredge that we chose as our epigraph still resonate in the contemporary landscape of evolutionary biology (see Laland et al. 2014; Love 2017). As has been claimed many times (e.g. in Wagner 2014), the ontology and language of population genetics, the explanatory heart of the Modern Synthesis (MS), are far too limited and abbreviated to capture

the richness of life. The consistency argument represented a pivotal desideratum in the early writings of the architects of the Modern Synthesis (Gould 1982; Beatty 1986; see also Mayr 1982), but it soon grew into an incomplete account of the ‘furniture’ of the biological world (Eldredge 1985). To use the words of the historian of biology William Ball Provine, the MS entailed both a “synthesis” (chiefly of Mendelian genetics, natural selection and “population thinking”<sup>1</sup>) and a “constriction” (Provine 2001). According to some traditional historiographies (see Futuyma 2015), such constriction or exclusion can be understood (and even excused) by putting into the limelight the state of evolutionary discourse in the early twentieth century (see Simpson 1944; Bowler 1983; Reif et al. 2000): the theory of natural selection was the subject of many negative assessments and major disparagement in Europe, the United States and other parts of the world in the so-called “eclipse of Darwinism”. The architects of the Modern Synthesis had to stand out and fiercely shield the causal primacy of natural selection acting in particular populational contexts, in an attempt to explain phenotypic change, reproductive isolation, the gargantuan problem of the ‘origin of species’ and, by extrapolation, the macroevolutionary patterns of biodiversity. For Eldredge (1985), the purview of the MS limited its attention to only a few (ontologically real) biological entities involved causally in the evolutionary process: genes, organisms, demes and species (monophyletic taxa of higher taxonomic rank, for instance, were dimly appreciated); whereas ecological entities (e.g. populations as actors in the conversion and transfer of matter and energy, communities and regional biotas) were overlooked altogether. Eldredge yielded an *ontological argument* to challenge the explanatory sufficiency of the Modern Synthesis: “in order to use the neo-Darwinian paradigm to explain everything, we must stress the existence of some biological entities while ignoring (even denying) the existence of others” (Eldredge 1985, p. 119). In the eyes of that famous American paleontologist, what evolutionary biology needed in 1985 was a revised ontology (see also Hull 1980) of evolutionary entities and a subsequent restructuring of evolutionary theory. As Eldredge contended, an extended ontology could present an alternative but more truthful description of the organization of nature: a *hierarchical* structure. “Genes, organisms, demes, species, and monophyletic taxa form one nested hierarchical system of individuals that is concerned with the development, retention, and modification of information ensconced, at base, in the genome. But there is at the same time a parallel hierarchy of nested ecological individuals —proteins, organisms, populations,

communities, and regional biotal systems, that reflects the economic organization and integration of living systems. The processes within each of these two process hierarchies, plus the interactions between the two hierarchies, seems to me to produce the events and patterns that we call evolution” (Eldredge 1985, p. 7). Thus, the Hierarchy Theory of Evolution (HTE) was born,<sup>2</sup> as a formal embodiment of the claim that evolution is probably a more complex affair than the MS would have us believe (as explicitly stated in Eldredge 1985), adding an *extended ontology of evolutionary entities* to the field of evolutionary biology (for a history of the so-called “paleobiological revolution” in which the HTE sprouted, see Sepkoski 2012; recently, the HTE has been updated with the framework of network theory, see Tëmkin and Eldredge 2015; Tëmkin and Serrelli 2016).

Since the advent of the MS, the field of evolutionary biology has continued to incorporate new theoretical and empirical findings (e.g. neutral theory of molecular evolution; inclusive fitness theory), covering a broader range of phenomena with refined explanations (Laland et al. 2015). However, new contentious developments have been forcibly accommodated and interpreted with undisputable agreement to the core assumptions of the original MS (Laland et al. 2015; see also Pigliucci and Müller 2010a). Historically, from the onset of the second half of the twentieth-century up to present times, several challenges to the MS have surfaced from multiple paleontological and neontological trenches, calling either to expand the standard theory (e.g. by recognizing the action of selection at different levels), extend it (by integrating unrecognized meaningful processes and fields of inquiry), or replace it altogether with a whole different framework (Depew and Weber 2013). For the proponents of the Extended Evolutionary Synthesis (EES), the narrow and “gene-centric” stance of the MS [or, more precisely, of what has come to be the updated “Standard Evolutionary Theory” (SET) in the twenty-first century] fails to capture the “full gamut of processes that direct evolution. Missing pieces include how physical development influences the generation of variation (developmental bias); how the environment directly shapes organisms’ traits (plasticity); how organisms modify environments (niche construction); and how organisms transmit more than genes across generations (extragenetic inheritance)” (Laland et al. 2014, p. 162). According to its detractors, the standard interpretation of these phenomena underestimate its evolutionary implications: too much causal significance is granted to

<sup>1</sup> We should stress that this historiographic account is not exempt of criticism. Two critical appraisals, among many others, are found in Amundson (2005) and Delisle (2011).

<sup>2</sup> However, in his recent book *Eternal Ephemera: Adaptation and the Origin of Species from the Nineteenth Century Through Punctuated Equilibria and Beyond*, Niles Eldredge (2015) claimed that the HTE is much older: it goes back to the early decades of the nineteenth century, with the pioneering contributions of Jean-Baptiste Lamarck and Giambattista Brocchi, among others (see also Eldredge 2016).

genes and selection, while constructive developmental processes that create novel variants, bias selection, contribute to heredity, and generate adaptive fit are belittled (Laland et al. 2015). Some of these processes, it has been claimed, were neglected until recently by the mainstream strand of evolutionary thought (see the case of ‘niche construction’ in Odling-Smee et al. 2003). The EES construes those processes as rightful evolutionary causes, whereas the orthodox evolutionists regard them as mere outcomes of evolution. From that standpoint, the EES sees an incomplete ontology of evolutionary processes in the SET. The EES, as a conceptual framework that emphasizes organismal causes of development, inheritance and differential fitness, the role of constructive processes in development and evolution, and reciprocal representations of causation, delivers an *extended ontology of evolutionary processes*, including those that generate novel variants, bias selection, modify the frequency of heritable variation and contribute to inclusive transgenerational inheritance (see Laland et al. 2015).

Contrasting the two cases (i.e. the Hierarchy Theory of Evolution and the Extended Evolutionary Synthesis) of assertions about the unfinished ontologies of the Modern Synthesis (and the updated SET) brings to mind a particular insight. At first blush, it seems that the correspondent extended ontologies of the HTE and the EES are, to a certain extent, complementary: the HTE provides an extended ontology of *evolutionary entities* and the EES proposes an extended ontology of *evolutionary processes*. Will a systematic analysis of the premises, core assumptions and conceptual architectures of both the HTE and the EES support or impugn this gross intuition?

### Extended Ontologies in the Contemporary Landscape of Evolutionary Biology: A Road Towards Unification?

A few years ago, Eldredge (2008, p. 10) stated that “(e)volutionary biology is a notoriously diffuse field of scientific inquiry”. The discipline seems to comprise a plural landscape (surely, some biologists would prefer to call it a ‘befogged panorama’) of multiple co-existent conceptual frameworks and strenuous voices that disagree on the nature and scope of evolutionary theory (e.g. Oyama 2000; Kirschner and Gerhart 2005; Dieckmann and Doebeli 2005; Lynch 2007; Laubichler 2010; Wagner 2011; Winther et al. 2013; Nei 2013; Jablonka and Lamb 2014; Laland et al. 2014, 2015; Futuyma 2015; Pavličev and Wagner 2015; Pievani 2016a; Eldredge et al. 2016; Welch 2017). Thus, a crucial question arises: *what exactly is evolutionary biology in the twenty-first century?* It has even been contested that evolutionary biology should be portrayed as a single enterprise at all (see Serrelli and Gontier 2015 for thought-provoking questions). In this context, we wonder if epistemological pluralism should be embraced for evolutionary biology. Is

the unification of this scientific field attainable? Is it something desirable (heuristically or epistemologically) and worth-pursing in the future? If so, what kind of framework could take up the colossal task?

In recent years, the Hierarchy Theory of Evolution has been depicted as a promising candidate to achieve that goal: Eldredge (2008) claimed that the meta-pattern of relationships between the ecological and the genealogical hierarchies is a putative framework for the theoretical “unification” of evolutionary biology. Pievani and Serrelli (2013) argued that the HTE allows re-thinking and re-framing protracted concepts of evolutionary theory (e.g. natural selection; species; speciation), and that the hierarchical interplay between ecology and genealogy (i.e. an interrelation in a “Sloshing Bucket” fashion; for an outline of this model, see Eldredge 2003) is and will continue to be a fundamental ingredient for the most compelling explanations in evolutionary biology; for philosopher of biology Telmo Pievani (2016a), an important theoretician of the HTE, this framework is a good example of a “meta-theory” that could integrate the sum of the observed evolutionary patterns (of small-, medium- and large-scale evolution) into a global and coherent structure. On the other hand, the Extended Evolutionary Synthesis is gaining ground in evolutionary biology: in 2016, a major grant was awarded to an interdisciplinary team of over 50 international scholars, with Kevin Laland (University of St Andrews, Scotland) and Tobias Uller (Lund University, Sweden) as the project leaders, for a three-year research program to “put the predictions of the extended evolutionary synthesis to the test” (see <http://synergy.st-andrews.ac.uk/ees/the-project/>). Moreover, researchers from different fields are embracing the EES as a working framework to deliver integrative explanations (see the cases of physiology in Noble et al. 2014; psychology and human cognition in Stotz 2014; sociocultural evolution in Blute 2015; biochemistry in Vianello and Passamonti 2016; biological anthropology in Fuentes 2016 and Vergara-Silva 2016; language evolution in Suman 2016; and plant domestication in Piperno 2017).

It is clear that the HTE and the EES are two important frameworks in the contemporary landscape of evolutionary biology. Are their extended ontologies complementary, or could they be easily linked together? Could they merge into a unique framework? In that regard, Pievani (2016b) asserted the following: “Evolutionary biology itself is an evolving scientific discipline, demanding for pluralistic explanatory models. Key concepts, advanced by the extended synthesis supporters, such as reciprocal causation (Laland et al. 2015), or catching the constructive relationship between the ecological environment and organisms’ behavior and development, could perfectly match with the multilevel framework proposed by hierarchy theory” (p. 363; emphasis added by us). We can then ask: Is that

potential match so “perfect”? The objective of the rest of this paper is to outline some of the epistemic bridges and conceptual rifts that exist between the HTE and the EES, in the interest of future debates and thorough appraisals, both scientific and philosophical, about the ‘unification’ or pluralism in evolutionary biology.

## Epistemic Bridges Between the HTE and the EES: Reciprocal/Multilevel Views of Causation, the ‘Reinvented Organism’ and Niche Construction

### Reciprocal/Multilevel Views of Causation

In the last decades, several arguments called into question the adequacy of traditional causation schemes in evolutionary biology (reviewed in Martínez and Esposito 2014); some of those arguments focused on the necessity to reassess the famous dichotomy of proximate/ultimate causes, and others urged to complement the ‘bottom-up’ causal model with a ‘top-down’ approach. Specifically, some proponents of the EES dissent with Ernst Mayr’s clear-cut distinction of proximate and ultimate causes (see Mayr 1961). For them, Mayr’s heuristic dichotomy has proven problematic because it builds on a deterministic (gene-centric) view of development that led to the widespread belief that ontogenetic processes are irrelevant to evolutionary questions (therefore, unsuccessful to explain the origin of characters and evolutionary novelties) (Laland et al. 2011, 2013). Mayr’s dichotomy disregards the fact that proximate mechanisms contribute to the dynamics of selection (Laland et al. 2011, 2013). Laland and collaborators (2011, p. 1516) make an interesting claim for historians and philosophers of biology to ponder: “It would seem that the manner in which biologists think about causality has acted like a meta-theoretical conceptual framework to stabilize the dominant scientific paradigm”. According to this view, Mayr’s unidirectional characterization of causation paves the way for simplistic cause-effect explanations rather than focusing on broader trends, feedback cycles, or distributed causal influences throughout biological systems; this dichotomy forged artificial divisions within evolutionary biology and between the field and adjacent disciplines, and obstructed several contemporary debates in biology (Laland et al. 2011, 2013). In its place, these authors and other colleagues advocate for a reciprocal view of causation, where developmental processes, operating through developmental bias and niche construction, co-construct with natural selection the organism-environment complementarity, and affect the direction and rate of evolution (Laland et al. 2015 for a critical assessment of reciprocal causation, see Svensson 2017). Additionally, several critiques to the reductionist

assumptions preeminent in evolutionary biology have pinpointed the incompleteness of the bottom-up approach to biological causality (i.e. departing from molecules to ecosystems) (Martínez and Esposito 2014). For instance, Gilbert and Sarkar (2000) have defended an organicist stance where bottom-up and top-down approaches must be deployed conjointly to realistically attempt to explain the complex ontology of biological phenomena. Top-down (or downward) causation refers to the idea that “in a hierarchically structured system, causal influence may on occasion run from whole to part, i.e. down to the hierarchy” (Okasha 2011, p. 49).

These discussions on alternative schemes of biological causality are relevant to philosophical assessments of the HTE. Eldredge (1985) pointed out that the interactive nature of the various levels in the inclusive hierarchies encompassed in the HTE (i.e. genealogical and ecological) entails both upward and downward causation, which transcend the effects between the individuals of one level and their nearest (higher and lower) neighbors. Pievani (2016a) stressed that events produced at the highest level of the genealogical hierarchy can impinge downwards to lower levels, or conversely, causality can be propagated upwards. For the HTE, “in biological systems, a pair of adjacent levels comprises a dual control system, where the interactions of entities at a lower level establish initiating conditions (upward causation) and the interactions of entities at a higher level exert constraints, or determine boundary conditions (downward causation)” (Tëmkin and Serrelli 2016, p. 22).

The views of causation espoused by the proponents of the EES and the HTE are both ‘reciprocal’ *sensu lato*. The EES acknowledges causal co-determination (reciprocity) in the pairing of “developing organism-environment” and also the causal flow “both upwards from lower levels of biological organization, such as DNA, and from higher levels downwards, such as through tissue- and environment-specific gene regulation” (Laland et al. 2015). The HTE grants the existence of topward and downward reciprocal flow of causation as well (see Pievani and Serrelli 2013; Pievani 2016a). This is the first epistemic bridge we have detected between these frameworks: *compatible views of causation*. Both frameworks share the recognition of the reciprocal flow of causality (upwards and downwards), and, furthermore, what brings them closer is their rejection to the exclusively linear view of causation of the MS.

Multilevel causation, which is potentially a more inclusive framework to rethink causality in evolutionary biology, was proposed by Martínez and Esposito (2014) on the basis of the pioneering work of Donald Campbell (1974; see also recent discussions in Bertolaso and Buzzoni 2017). This concept takes into account all the mechanisms of causal determination and co-determination (i.e. feedback loops

and reciprocal causation *sensu stricto*, as the latter has been defined in Laland et al. (2013), multiply directed (bottom-up and top-down), “(...) that occur between entities and events at different levels of organization, and that connect different time scales” (Martínez and Esposito 2014, p. 213). If both the EES and the HTE were to embrace a multilevel view of causation, the epistemic bridge linking them would become even stronger.

### The ‘Reinvented’ Organism

In a recent essay entitled “Reinventing the Organism: Evolvability and Homology in Post-Dahlem Evolutionary Biology”, the evolutionary biologist Günter P. Wagner (2015) put forth a different historiographical narrative, compared to the one in Eldredge’s 1985 book (see Sect. 1), of what constituted the ontology of evolutionary biology from the inception of the MS to the early eighties. For Wagner, the ontology of real and valuable entities was restricted to genes (including its material basis, DNA, and its variants, alleles and haplotypes), populations (as statistical aggregates of alleles and haplotypes) and species; the organism (an entity present in Eldredge’s reconstruction of the MS) was neglected as a fact of nature, relegated as a mere vehicle for the transmission of genes, or as an epiphenomenon with no significance whatsoever to evolutionary thinking (see also Ingold 1990, 2004; Nicholson 2014). The consensual definition of ‘evolution’ as any change in allelic frequency over time was the epitome of the restricted outlook of that ontology. Wagner (2015) also argues that the intellectual milestone that expanded the ontology of evolutionary biology was the 1981 Dahlem Conference on Evolution and Development held in Berlin (an articulation of the vision built on the idea that development needed to be integrated into evolutionary explanations; e.g. Gould 1977; Riedl 1978; Alberch et al. 1979). Following this author, the conception of the organism was ‘reinvented’ for evolutionary biology with the ensuing recognition of its variational properties (i.e. developmental constraints, variational modularity, facilitated variation and evolvability) and several structural aspects of organismal phenotypes (e.g. homologues/homology; modules/modularity; novelties; canalization; gene regulatory networks), predominantly by incorporating concepts derived from evolutionary developmental biology (Evo-Devo *sensu* Müller 2007). Whether the organism was neglected or not from mainstream evolutionary biology by the leverage of the MS (Wagner’s and Eldredge’s accounts, respectively), a theme that by itself deserves more systematic treatments from historians of biology, it is undeniably present in the contemporary ontology of the field, and its importance for evolutionary explanations is enormous. An essential piece of information for the point we want to make in this

subsection (hinting at another epistemic bridge between HTE and the EES) is that the variational properties of organisms (*sensu* Wagner) have been incorporated into the emerging conceptual framework of the EES (see Laland et al. 2015). The ‘reinvented organism’ should be considered as a crucial component of the backbone of the EES.

In contrast, from early on, the HTE regarded the organism as a crucial player in the evolutionary process, but for different reasons than the ones championed by the structuralist tradition in evolutionism of which we believe G. P. Wagner is an heir. In *Unfinished Synthesis*, Niles Eldredge (1985, p. 143) identified organisms as the only shared instance between the ecological and genealogical hierarchies: “Note that organisms are included in both lists, a circumstance that is at once somewhat problematical and yet perhaps the crucial link between the two hierarchies”. Back then, this author argued that the significance of organisms in the evolutionary process relied on the expression of their genes and them being the locus of natural selection; moreover, for Eldredge, the organism is the nexus between the environment (matter-energy transfer and conversion) and information (reproduction). But, what is an organism for the contemporary version of the HTE? We think that this question has not been properly addressed by the proponents of the framework. A possible epistemic bridge between the EES and the HTE could be built if the ‘reinvented’ characterization of the organism present in the former would also be used to redefine or reformulate the concept in the latter theoretical framework. The HTE seems open to integrate insights from Evo-Devo (see Pievani 2016a), and the redefinition of the concept of ‘organism’ could be a good start. A good example of steps aimed in that direction is the recent work by Italian philosopher of science Silvia Caianiello (2016), which revisits the phenotypic hierarchy (also called “somatic hierarchy”) of the HTE by integrating insights from developmental gene regulatory networks and Evo-Devo, Eco-Evo-Devo, genotype-phenotype maps, and “homology thinking”, among other themes also discussed by the EES.

### Niche Construction

Organisms are not just beacons of heritable information: they modify their environments through their metabolism, activities and choices with significant ecological and evolutionary consequences. Niche Construction Theory (NCT) explicitly construes environmental modification by organisms (“niche construction” *sensu stricto*), and its legacy across generations (dubbed “ecological inheritance”), to be important evolutionary processes (Odling-Smee et al. 2003, 2013). Under this perspective, organisms exert influence over their own evolution by affecting natural selection regimes: niche construction modifies and stabilizes

environmental states in nonrandom ways, thereby imposing systematic biases on the selective pressures acting on themselves and other species (Laland et al. 2015, 2016).

NCT is a major explanatory component of the EES (see Laland et al. 2015) and we are not the first to suggest that niche construction could be explored under hierarchical frameworks (see Pievani 2016a). Therefore, we see the potential common employment of niche construction as one of the strongest epistemic bridges between the HTE and the EES. For the HTE, the importance of the ecological hierarchy and of associated processes (especially of macroecological dynamics) as drivers of evolution is immense (see Lieberman et al. 2007; Eldredge 2008; Miller 2008). Niche construction can have profound effects on ecology, e.g. by affecting the distribution and abundance of organisms, changing the influence of keystone species, altering specific trophic relationships, and modulating the control of matter and energy transfer (Laland et al. 1999). Niche construction can also affect evolutionary rates, cause evolutionary time lags, upset responses to selection, and generate cyclical dynamics (Laland et al. 2016). Wider implications of niche construction for macroecology become apparent by the establishment of “engineering webs” in both communities and ecosystems, modifying, for instance, ecosystem resilience (Laland et al. 1999). Furthermore, niche construction can have causal interspecific influences in an ecosystem, leading to direct or diffuse coevolution, hence substantially changing the stability and dynamics of ecosystems on both micro- and macroevolutionary timescales (Laland et al. 2015). In summary, niche construction processes can outline several points of interaction between the genealogical and the ecological hierarchies not delineated previously by proponents of the HTE.

Pievani (2016b) states that niche construction is a good example of ‘water sloshing in the bucket’ (in reference to Eldredge’s 2003 model) of the twin hierarchies: “Selective pressures come from the ecological hierarchy, affecting populations of organisms in their differential survival. But organisms can actively transform their environments for adaptive reasons and so construct new ecological niches that will be the frame of selective pressures for the next generations” (Pievani 2016b, p. 35). In addition, he proposes that these feedbacks and recursive processes occur at different levels and that such “multilevel niche construction” demonstrates the recursive relationships between the ecological and genealogical hierarchies (Pievani 2016b). We contend that this is one of the areas in which further collaborative work between advocates of NCT/EES and HTE might put our suggestion of epistemic bridges to the test.

## Conceptual Rifts and Tensions Between the HTE and the EES: Multilevel Selection, Macroevolution, Ecological Inheritance, and Externalism

### The Ambiguous Relationship of the EES to Multilevel Selection and Macroevolution (an Apparent Rift that Might be a Bridge?)

The Hierarchy Theory of Evolution consents and encourages the incorporation of the now well-studied phenomenon of multilevel selection (Pievani and Serrelli 2013; Pievani and Parravicini 2016; see Okasha 2006 for an overview). In the same sense, the study of macroevolutionary processes and patterns is a major concern for HTE research (Lieberman et al. 2007; Eldredge 2008), and one of the main reasons it was proposed in the first place: to attempt a successful explanation of macroevolutionary patterns, something the MS failed to do (Eldredge 1985; see also Lieberman 2016). Some advocates of the EES endorse multilevel selection in their individual publications (e.g. Pigliucci 2009; Sloan-Wilson 2010; Müller 2014), but that notion is apparently undervalued and scarcely mentioned in the most recent multi-authored portrayal of the structure of the EES (see Laland et al. 2015). Likewise, the current structure of the EES (Laland et al. 2015) lacks an explicit theory of macroevolution. Besides claiming that macroevolution is not ‘microevolution writ large’, and that evolutionary processes emphasized by this theoretical framework (such as developmental bias and ecological inheritance) help explain macroevolutionary patterns and contribute to evolvability, not much is said in that regard (see Laland et al. 2015). Two reasons could be alluded to explain these absences: on the one hand, future formal developments are simply needed; on the other, perhaps, the conceptual treatment of the extended ontology of evolutionary processes of the EES underestimates the importance of multilevel selection and/or of having a differentiated theoretical framework to robustly explain macroevolution. If the first option is preferred, an epistemic bridge between the EES and the HTE is in sight; however, if one complies with the second insight, this could represent a conceptual rift that might complicate the unification. As the EES allows for top-down causation, an important component in the literature of the levels of selection (see Okasha 2011), and expanded models of causation (see Sect. 2.2), the integration of multilevel selection into the working framework of the EES might not be onerous (although some authors could claim that this has already been done). In contrast, the articulation and integration of explanations of specific macroevolutionary patterns might prove to be more challenging for the EES. Four of such patterns (which are important for paleontologists defending the HTE stance; e.g. Lieberman et al. 2007) have not been addressed in the purported

structure of the EES (Laland et al. 2015): these are geographic isolation, stasis, cross-genealogical turnover events, and mass-extinctions.

Paleontologist William Miller (2016, p. 245) recently summarized some of the critiques that emerged in the last decades from his camp toward the microevolutionary purview of the MS: “Empirical evidence from studies of (...) properties of species-lineages, speciation patterns (...), trends in clade history and differences in evolutionary rates, the possibility of species selection, and regional and global mass extinctions (...) indicates clearly that there is more to evolution than patterns resulting from scaled-up, gradual changes within demes”. We think the same critique could apply to the evolutionary causes and processes studied by the EES: even though they might be of crucial importance, there is indeed still much more to evolution. The full gamut of (macro)evolutionary processes and patterns is not currently being addressed by that conceptual framework; in particular, many questions remain open regarding the *tempo* and *mode* of evolution (see Allmon 2016). In this context, we suggest that the EES should not turn its back to the evolutionary insights gained from paleontology and paleobiology. Without excluding other conceptual possibilities, a hierarchical view of nature (some may argue) could be the bridge to a theory of macroevolution that encompasses the extended ontology of evolutionary processes postulated by the EES.

### HTE and the Challenge to Accommodate Ecological Inheritance and Other Extra-Genetic Channels of Heredity

NCT acknowledges two legacies that organisms inherit from their ancestors: genes and a modified environment with its associated selection pressures shaped by preceding rounds of niche construction (i.e. ecological inheritance; EI) (Odling-Smee et al. 2003). The evolutionary legacy described by the concept of EI strongly affects evolutionary dynamics (Odling-Smee et al. 2013; Laland et al. 2016), and contributes to parent-offspring similarity through the (re)construction of developmental environments, something critical for the development of many multicellular organisms and the recurrence of traits across generations (Badyaev and Uller 2009). In recent times, EI has become central to broaden the deeply entrenched and restricted conception of heredity held by the MS and the SET, as part of an inclusive view of inheritance that goes beyond transmission genetics and entails important evolutionary consequences (Danchin et al. 2011; Laland et al. 2016). The notion of ‘inclusive inheritance’ is paramount in extended frameworks of evolutionary theory (see Danchin et al. 2011), chiefly in the EES (see Laland et al. 2015).

It has been convincingly argued that EI differs in several features from genetic inheritance (Odling-Smee 2009;

Odling-Smee and Laland 2011). First, EI is transmitted by organisms through the modification of the environment and not by “reproduction”, and is not reliant on “ecological replication” or on the action of any sort of discrete replicators, as it depends entirely on sustained rounds of niche construction. In contrast to the biparental transmission of genes in sexual populations that happens only once for every reproductive event, EI “(...) is continuously transmitted by multiple organisms to multiple other organisms, within and between generations, throughout the lifetimes of organisms” (Odling-Smee and Laland 2011, p. 223). Additionally, genetic relatedness is not a precondition for EI, as it can be transmitted by other organisms (related through ecological interactions) in shared ecosystems.

As we will see, the unique characteristics of this legacy complicate the accommodation and interpretation of this notion under the HTE; in fact, we think that ecological inheritance subtends a profound conceptual rift between the EES and the HTE. The genealogical hierarchy, concerned with the conservation and transmission of information through reproduction or replication, involves genetically-based systems: the micro-evolutionary level of genes is nested within the upper level of organisms, which are components of local demes and so on, all the way up to monophyletic taxa of higher taxonomic rank (Eldredge 1985, 2008; Parravicini and Pievani 2016). The ecological hierarchy, on the other hand, is all about ‘economic interactions’, i.e. those that grant physical survival and involve matter-energy transfer (Eldredge 1986; see also Miller 2008; Cooper et al. 2016). Organisms are nested within local conspecific populations (namely, avatars), which are parts of local ecosystems that belong to regional ecosystems, up to the whole biosphere (Eldredge 2008; Pievani 2016a; Parravicini and Pievani 2016). If ecological inheritance does not implicate reproduction nor replication, and instead requires different processes from those involved in the transmission of genetic information, where exactly does it fit in the two interrelated, yet separate, hierarchies of the HTE? Is it confounded somewhere in the genealogical hierarchy, or is it more closely aligned to the intricacies of the ecological hierarchy? Furthermore, are the two hierarchies at all times and at all scales “non-coincident” (as claimed in Pievani and Serrelli 2013, p. 396)? This conceptual rift must be surmounted if the HTE and the EES are going to engage in a conversation regarding ecological inheritance.

Niles Eldredge, with a long-standing interest in the parallels between biological and cultural evolution of artifacts that led him to recognize the idiosyncrasies of the latter (see Eldredge 2000; Tëmkin and Eldredge 2007), has confronted similar issues in his attempts to use the HTE framework to tackle questions related to material cultural evolution (especially of complex systems such as human manufacturing of products, e.g. musical instruments, designed and built for the

marketplace). His answer (Eldredge 2009) to the peculiarities of material cultural evolution relies on expanding the roster of hierarchies by inserting a third hierarchy between the two canonical hierarchies of “pure” information and economics.<sup>3</sup> This new hierarchy (that, in itself, is actually a dual structure of information and economics) refers to the actual ‘makers’ of material culture. So, the proposal of an additional hierarchy that specifically accommodates the intricacies of ecological inheritance and niche-constructing activities of organisms might function as a way out of the EI conundrum. Whether this turns out to be an *ad hoc* strategy only or a well-thought and sophisticated model, will be up to defenders of the HTE.

Similar problems for the HTE (but not as dramatic as the case of EI) emerge when we bring into the picture different channels of extra-genetic inheritance endorsed in the EES (see Laland et al. 2015): what to make of epigenetic and symbolic inheritance? (see also Jablonka and Lamb 2014). Where do they fit in the so-called “ontologically real” hierarchies of nature espoused by the HTE? For instance, epigenetic inheritance in the broad sense encompasses any inherited developmental variations that do not stem from differences in DNA sequence (e.g. cellular inheritance of self-sustaining feedback loops; structural inheritance of pre-existing membranes or cellular structures; chromatin markings such as covalent modifications in histones or differential methylation of nucleotides; RNA-mediated inheritance) or persistent inducing signals in the present environment (Jablonka and Lamb 2008). This view of epigenetic inheritance countenances soma-to-soma information transfers that bypass the germline (e.g. routes of transmission involved in the acquisition of symbionts and parasites; transmissions of developmental products from parents to offspring). Following Griesemer’s notion of ‘reproducer’ (see Griesemer 2000, 2002), Jablonka and Lamb (2007, 2014) have argued that some epigenetic inheritance systems are reproducers without being ‘replicators’ (like genes supposedly are). A reproducer is a unit of multiplication, hereditary variation and developmental capacities, hence there is not exclusively an informational link but also material overlap between generations of reproducers (Szathmáry 2006). This is one example of the peculiar characteristics of epigenetic inheritance systems, among others, that hinders the idea of a genealogical hierarchy, as defended by the HTE, based on inter-generational transmission of information ensconced within genomes (but see Caianiello 2016).

### Contrasting Stances on the ‘Externalism-Internalism Debate’

The opposition between “internalist” and “externalist” viewpoints has been addressed in many historiographies of biology, psychology, philosophy and the social sciences (Godfrey-Smith 1996). Two illustrative examples of large-scale externalist programs are *empiricism* in epistemology (i.e. the philosophical stance that proclaims that the contents of thought are determined, directed or strongly constrained by the properties of experience) and *adaptationism* in biology. Seeing with adaptationist glasses is to understand biological structures, and evolution in general, as adaptive responses to environmental conditions; as recalled by Godfrey-Smith (1996, p. 32), “(t)he primary mechanism for this adaptive response recognized today is natural selection on genetic variants; genes are a channel through which the environment speaks”. In contrast, biologists that uphold internalism usually assert that it is impossible to explain organic form, and the course of evolution for that matter, by simply attending to the structure or dynamics of the environments inhabited by organisms, where the latter thrive and reproduce. Furthermore, an internalist would say that “organic structure is strongly constrained, and in some cases determined, by internal factors associated with the integrated nature of living systems” (Godfrey-Smith 1996, p. 37). Independently, the historian and philosopher of biology Ron Amundson (2001) has suggested that the dichotomy characterized here as ‘externalism-internalism’ is just a revamped version of one of the oldest issues in comparative biology: the contraposition between “functionalist” and “structuralist” approaches with a common goal, which is explaining “organic form” (see also Sansom 2009). According to philosopher of science Denis Walsh (2015, p. 183), such dialectic opposition of explanatory views “has left an indelible mark on the history of evolutionary biology”, and is pretty much alive today: “Many of the debates in current evolutionary biology and its philosophy take the form of a turf war, an attempt to carve out a larger territory for either the “internalist” explanations that advert to the inner processes of inheritance and development, or the “externalist” explanations that advert to the selecting influence of the environment” (*ibidem*). To finish this subsection, we point out an additional conceptual rift between the EES and the HTE: namely, the different standpoints held by these frameworks with respect to the ‘externalism-internalism’ debate.

Eldredge’s (2003) Sloshing Bucket model, which is central to the HTE, is also relevant to the discussion between externalist and internalist viewpoints in the philosophy of contemporary evolutionary biology. Built by compiling evidence from geology, paleoecology and paleontology, his model of stability and change recognizes and exalts environmental change as the overarching

<sup>3</sup> We should clarify that, for Eldredge, these hierarchies are only analogous to the biological hierarchies, with no ontological equivalency.

control of the evolutionary process. According to this model, in the history of life we see clear connections between the severity and scope of environmental perturbations and ecological disturbances, and the magnitudes of resultant evolutionary changes and effects (Lieberman et al. 2007; Pievani and Serrelli 2013). An example of those connections is the abiotic control of the evolutionary dynamics of stasis (see Eldredge et al. 2005). Eldredge (2008) posits that environmental jolts have matching evolutionary reactions (i.e. the bigger they get, the larger is the response), as water sloshing in a bucket. It seems that the proponents of the HTE align with an externalist view of evolution, but one fairly distinct from adaptationism. Here is an evocative excerpt of the externalist standpoint defended by the proponents of the HTE: “(...) the ultimate causal controls in evolution emanate, not from the genome, nor from environmental components of natural selection, but rather from the internal dynamics of ecosystems when critical points are reached through external physical environmental factors” (Lieberman et al. 2007, pp. 28–29). On the contrary, the EES is especially opposed to the kind of externalism instantiated by stringent adaptationism. In Pigliucci and Müller (2010b, p. 14) we read that “(t)he overcoming of gradualism, *externalism*, and gene centrism are general hallmarks of the Extended Synthesis” (emphasis added). Moreover, we interpret the global standpoint of the EES, albeit not explicitly stated in Laland et al. (2015), as a denunciation of the artificialness of the distinction between “internal” and “external” causal factors in development and evolution, and as a denial of the usefulness of maintaining the dichotomy for explaining organismal evolution. The proposal of reciprocal causation, in turn crucial for the EES, invites researchers to rethink the very same ideas of ‘internalism’ and ‘externalism’.

If one posture fosters the dichotomy (strongly supporting one side) and the other encourages its abandonment, how to bridge the gap between these two radical explanatory views? After centuries of heated debates, is the EES on a right track by dint of dissolving the ‘false dichotomy’? Can the primacy of environmental dynamics recede in future versions of the HTE, without distorting the core message of that framework? Notwithstanding the tensions implicit in this issue, we think that interesting empirical questions can be asked for the EES regarding important processes highlighted by the HTE (see Lieberman et al. 2007). For example, what happens with evolutionary processes such as niche construction, phenotypic plasticity, or genetic accommodation during the reorganization of a regional ecosystem or in the midst of a turnover pulse?

## Final Remarks

This paper was written in the interest of encouraging scientific, philosophical and historiographical discussions about epistemological pluralism and/or theoretical unification in contemporary evolutionary biology, strictly focusing on commonalities and differences between the HTE and the EES. In this regard, some final points should be kept in mind for future discussions: What if the denunciation of the artificialness of the internalism–externalism dichotomy is the outcome of the organism-centered view of evolution defended by the proponents of the EES? As a matter of fact, Pievani points in this direction (2016b, p. 358): “While the views of the opposing side (the so-called standard theory) are polemically branded as “gene-centered” and too narrow (Laland et al. 2014), it is interesting to note that so far, the extended synthesis is strongly focused on organism as the fulcrum of evolutionary change”. Pievani (2016b) also sees the ‘organism-centrism’ of the EES as a shortcoming and still as a restricted outlook, because evolution is a process occurring at different levels; in contrast, he claims that the “(...) hierarchy theory is a *different extended synthesis* able to cover all the levels that make the evolutionary game so complex, from genes to organisms to species and the largest ecological scenarios” (p. 360; emphasis added). Although we agree with this philosopher of biology that the organism-centered view of the EES (explicitly embraced by its proponents, see Table 1 of Laland et al. 2015) might have some drawbacks, we think that the reconstitution of the organism as an explanatory category for evolutionary biology, after it was concealed to the background by the MS and the SET, could prove to be a momentous triumph (see Bateson 2005; Pepper and Herron 2008; Nicholson 2014; Sultan 2015; Walsh 2015). Further reflections are needed to ponder and assess the consequences of a possible revival of organicism in biology (Gilbert and Sarkar 2000; Etcheberria and Umercz 2006; Denton et al. 2013; Nicholson 2014).

Practicing scientists, especially those interested in the long-dead biota, have recognized that in the study of organismal evolution there is an “epistemological gap” between the timescales and approaches used by neontologists when compared to paleontologists (Kemp 1999; Van Bocxlaer and Hunt 2013). In the same line of thought, some philosophers of science have argued that there is a genuine difficulty in combining the distinctive data of these two fields of scientific inquiry (Grantham 2004). Paleontologists face serious underdetermination problems when they try to excavate the underlying causal processes of the large-scale trends found in the fossil record (Turner 2009). On the other hand, paleontologists have disputed that “to extrapolate from ecological observations to events seen in the fossil record that took tens and hundreds of thousands of years to come to fruition requires a huge act of faith on the part of neontologists”

(Kemp 1989, p. 93). In fact, these two groups are traditionally, and notoriously, unfamiliar with each other's data, methodologies, epistemic assumptions, etcetera. That most of the proponents from the academic camps of the EES and the HTE are engaged, respectively, in the scientific and philosophical study of neontological phenomena (e.g. development; inheritance; niche construction) with an emphasis on *processes*, and paleontological issues (e.g. stasis; evolutionary trends; extinction; higher taxa) with an emphasis on *patterns* and *entities*, remains a major epistemological stumbling block to keep in mind for future discussions.<sup>4</sup> Possible avenues of cooperation may be pursued in the spirit of Elizabeth Vrba's (1993) assessment of how particular (ecological) processes may relate to patterns in the fossil record, where she famously reviewed a number of hypotheses that predict patterns of speciation and extinction (i.e. turn-over pulses, Van Valen's Red Queen, Red Queen steady state and stationary models), in an endeavor to tell apart the initiating causes of macroevolution that are physical from those that are biotic (this is a good example in which processes do not have to be treated completely disentangled from patterns; see also Vrba 1985, 2005).

Prospectively, additional epistemic bridges and conceptual rifts between the HTE and the EES might be suggested. Nevertheless, we also admit that it remains a challenge, to the proponents of both frameworks or for others scholars, to determine if the ones presented here are meaningful. In conclusion, one last question could be formulated: Are these epistemic bridges and opportunities for integration sufficient to overcome the conceptual rifts and explanatory tensions between the EES and the HTE?

**Acknowledgements** We thank Telmo Pievani, Ilya Tëmkin, Emanuele Serrelli, Andrea Parravicini, Francesco Suman, Warren D. Allmon, T. Ryan Gregory, Stefan Linquist and Mihaela Pavličev for insightful discussions during the 2016 International Meeting "Evolutionary Theory: A Hierarchical Perspective" (September 22–23, Washington, D.C and Annandale, VA), where the first author presented a preliminary version of this paper. We are indebted to an anonymous reviewer for the feedback provided and his suggestions of further lines of inquiry.

#### Compliance with Ethical Standards

**Conflict of interest** The authors declare that they have no conflict of interest.

## References

- Alberch, P., Gould, S. J., Oster, G. F., & Wake, D. B. (1979). Size and shape in ontogeny and phylogeny. *Paleobiology*, 5, 296–317.
- Allmon, W. D. (2016). Coming to terms with *tempo* and *mode*. Speciation, anagenesis, and assessing relative frequencies in macroevolution. In N. Eldredge, T. Pievani, E. M. Serrelli & I. Tëmkin (Eds.), *Evolutionary theory: A hierarchical perspective* (pp. 260–281). Chicago: University of Chicago Press.
- Amundson, R. (2001). Adaptation and development: On the lack of common ground. In S. Orzack & E. Sober (Eds.), *Adaptationism and optimality* (pp. 303–334). Cambridge: Cambridge University Press.
- Amundson, R. (2005). *The changing role of the embryo in evolutionary thought*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Badyaev, A. V., & Uller, T. (2009). Parental effects in ecology and evolution: Mechanisms, processes and implications. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 364, 1169–1177.
- Bateson, P. (2005). The return of the whole organism. *Journal of Biosciences*, 30, 31–39.
- Beatty, J. (1986). The synthesis and the synthetic theory. In W. Bechtel (Ed.), *Integrating scientific disciplines* (pp. 125–135). Dordrecht: Martinus Nijhoff Publishers.
- Bertolaso, M., & Buzzoni, M. (2017). Causality and levels of explanation in biology. In M. Paolini-Paoletti & F. Orilia (Eds.), *Philosophical and scientific levels of downward causation* (pp. 164–179). New York: Routledge.
- Blute, M. (2015). Modes of variation and their implications for an extended evolutionary synthesis. In J. H. Turner, R. Machalek & A. Maryanski (Eds.), *Handbook on evolution and society: toward and evolutionary social science* (pp. 59–75). Boulder: Paradigm Publishers.
- Bowler, P. J. (1983). *The eclipse of darwinism: Anti-Darwinian evolutionary theories in the decades around 1900*. Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- Caianiello, S. (2016). Revisiting the phenotypic hierarchy in hierarchy theory. In N. Eldredge, T. Pievani, E. M. Serrelli & I. Tëmkin (Eds.), *Evolutionary theory: A hierarchical perspective* (pp. 151–173). Chicago: University of Chicago Press.
- Campbell, D. T. (1974). 'Downward Causation' in hierarchically organized biological systems. In F. Ayala & T. Dobzhansky (Eds.), *Studies in the philosophy of biology: Reduction and related problems* (pp. 179–186). Berkeley: University of California Press.
- Cooper, G. J., El-Hani, C. N., & Nunes-Neto, N. F. (2016). Three approaches to the teleological and normative aspects of ecological functions. In N. Eldredge, T. Pievani, E. M. Serrelli & I. Tëmkin (Eds.), *Evolutionary theory: A hierarchical perspective* (pp. 103–124). Chicago: University of Chicago Press.
- Danchin, E., Charmantier, A., Champagne, F. A., Mesoudi, A., Pujol, B., & Blanchet, S. (2011). Beyond DNA: integrating inclusive inheritance into an extended theory of evolution. *Nature Reviews. Genetics*, 12, 475–486.
- Delisle, R. G. (2011). What was really synthesized during the evolutionary synthesis? A historiographic proposal. *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 42, 50–59.
- Denton, M. J., Kumaramanickavel, G., & Legge, M. (2013). Cells as *irreducible* wholes: The failure of mechanism and the possibility of an organicist revival. *Biology and Philosophy*, 28, 31–52.
- Depew, D. J., & Weber, B. H. (2013). Challenging darwinism: Expanding, extending, replacing. In M. Ruse (Ed.), *The Cambridge Encyclopedia of Darwin and Evolutionary Thought* (pp. 405–411). Cambridge: Cambridge University Press.
- Dieckmann, U., & Doebeli, M. (2005). Pluralism in evolutionary theory. *Journal of Evolutionary Biology*, 18, 1209–1213.
- Eldredge, N. (1985). *Unfinished synthesis. Biological hierarchies and modern evolutionary thought*. New York: Columbia University Press.

<sup>4</sup> This aspect of the comparison between the HTE and the EES was pointed out by an anonymous reviewer.

- Eldredge, N. (1986). Information, economics and evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17, 351–369.
- Eldredge, N. (2000). Biological and material cultural evolution: Are there any true parallels? In F. Tonneau & N. S. Thompson (Eds.), *Perspectives in ethology, volume 13: Evolution, culture, and behavior* (pp. 113–153). New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers.
- Eldredge, N. (2003). The sloshing bucket: How the physical realm controls evolution. In J. P. Crutchfield & P. Schuster (Eds.), *Evolutionary dynamics: Exploring the interplay of selection, accident, neutrality, and function* (pp. 3–32). Oxford: Oxford University Press.
- Eldredge, N. (2008). Hierarchies and the sloshing bucket: Toward the unification of evolutionary biology. *Evolution: Education and Outreach*, 1, 10–15.
- Eldredge, N. (2015). *Eternal ephemera: Adaptation and the origin of species from the nineteenth century through punctuated equilibria and beyond*. New York: Columbia University Press.
- Eldredge, N. (2016). The checkered career of hierarchical thinking in evolutionary biology. In N. Eldredge, T. Pievani, E. M. Serrelli & I. Tëmkin (Eds.), *Evolutionary theory: A hierarchical perspective* (pp. 1–16). Chicago: University of Chicago Press.
- Eldredge, N., Pievani, T., Serrelli, E. M., & Tëmkin, I. (Eds.). (2016). *Evolutionary theory: A hierarchical perspective*. Chicago: University of Chicago Press.
- Eldredge, N., Thompson, J. N., Brakefield, P. M., Gavrilets, S., Jablonski, D., Jackson, J. B. C., et al. (2005). The dynamics of evolutionary stasis. *Paleobiology*, 31, 133–145.
- Etxeberría, A., & Umeréz, J. (2006). Organización y Organismo en la Biología Teórica. ¿Vuelta al Organicismo? *Ludus Vitalis*, 14, 3–38.
- Fuentes, A. (2016). The extended evolutionary synthesis, ethnography, and the human niche: Toward an integrated anthropology. *Current Anthropology*, 57, S13–S26.
- Futuyma, D. J. (2015). Can modern evolutionary theory explain macroevolution? In E. Serrelli & N. Gontier (Eds.), *Macroevolution. Explanation, interpretation and evidence* (pp. 29–85). Switzerland: Springer International Publishing.
- Gilbert, S. F., & Sarkar, S. (2000). Embracing complexity: Organicism for the 21st century. *Developmental Dynamics*, 219, 1–9.
- Godfrey-Smith, P. (1996). *Complexity and the function of mind in nature*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Gould, S. J. (1977). *Ontogeny and phylogeny*. Cambridge: Harvard University Press.
- Gould, S. J. (1982). Darwinism and the expansion of evolutionary theory. *Science*, 216, 380–387.
- Grantham, T. A. (2004). The role of fossils in phylogeny reconstruction, or why is it difficult to integrate paleontological and neontological evolutionary biology? *Biology and Philosophy*, 19, 687–720.
- Hull, D. L. (1980). Individuality and Selection. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11, 311–332.
- Griesemer, J. (2000). The units of evolutionary transition. *Selection*, 1, 67–80.
- Griesemer, J. (2002). What is ‘Epi’ about epigenetics? *Annals of the New York Academy of Sciences*, 981, 97–110.
- Ingold, T. (1990). An anthropologist looks at biology. *Man*, 25, 208–229.
- Ingold, T. (2004). Beyond biology and culture. The meaning of evolution in a relational world. *Social Anthropology*, 12, 209–221.
- Jablonka, E., & Lamb, M. J. (2007). Précis of evolution in four dimensions. *The Behavioral and Brain Sciences*, 30, 353–389.
- Jablonka, E., & Lamb, M. J. (2008). Soft inheritance: Challenging the modern synthesis. *Genetics and Molecular Biology*, 31, 389–395.
- Jablonka, E., & Lamb, M. J. (2014). *Evolution in four dimensions. Genetic, epigenetic, behavioral, and symbolic variation in the history of life (revised edition)*. Cambridge: The MIT Press.
- Kemp, T. S. (1989). The problem of the palaeontological evidence. In M. Keynes & G. A. Harrison (Eds.), *Evolutionary studies: A centenary celebration of the life of Julian Huxley* (pp. 80–95). Hong Kong: The MacMillian Press.
- Kemp, T. S. (1999). *Fossils and evolution*. Oxford: Oxford University Press.
- Kirschner, M. W., & Gerhart, J. C. (2005). *The Plausibility of Life: Resolving Darwin’s Dilemma*. New Haven: Yale University Press.
- Laland, K., Matthews, B., & Feldman, M. W. (2016). An introduction to niche construction theory. *Evolutionary Ecology*, 30, 191–202.
- Laland, K. N., Odling-Smee, F. J., & Feldman, M. W. (1999). Evolutionary consequences of niche construction and their implications for ecology. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96, 10242–11024.
- Laland, K. N., Odling-Smee, J., Hoppitt, W., & Uller, T. (2013). More on how and why: Cause and effect in biology revisited. *Biology and Philosophy*, 28, 719–745.
- Laland, K. N., Sterelny, K., Odling-Smee, J., Hoppitt, W., & Uller, T. (2011). Cause and effect in biology revisited: Is Mayr’s proximate-ultimate dichotomy still useful? *Science*, 334, 1512–1516.
- Laland, K. N., Uller, T., Feldman, M. W., Sterelny, K., Müller, G. B., Moczek, A., et al. (2015). The extended evolutionary synthesis: Its structure, assumptions and predictions. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 282, 20151019.
- Laland, K., Uller, T., Feldman, M. W., Sterelny, K., Müller, G. B., Moczek, A., et al. (2014). Does evolutionary theory need a rethink? *Nature*, 514, 161–164.
- Laubichler, M. D. (2010). Evolutionary developmental biology offers a significant challenge to the Neo-Darwinian Paradigm. In F. J. Ayala & R. A. Malden (Eds.), *Contemporary debates in philosophy in biology* (pp. 199–212). Massachusetts: Wiley-Blackwell.
- Lieberman, B. S. (2016). Pattern versus process and hierarchies. Revisiting eternal metaphors in macroevolutionary theory. In N. Eldredge, T. Pievani, E. M. Serrelli & I. Tëmkin (Eds.), *Evolutionary theory: A hierarchical perspective* (pp. 29–46). Chicago: University of Chicago Press.
- Lieberman, B. S., Miller, W. III, & Eldredge, N. (2007). Paleontological patterns, macroecological dynamics and the evolutionary process. *Evolutionary Biology*, 34, 28–48.
- Love, A. C. (2017). Evo-devo and the structure(s) of evolutionary theory: A different kind of challenge. In P. Huneman & D. M. Walsh (Eds.), *Challenging the modern synthesis: Adaptation, development, and inheritance* (pp. 159–187). New York: Oxford University Press.
- Lynch, M. (2007). *The origins of genome architecture*. Sunderland, MA: Sinauer Associates, Inc. Publishers.
- Martínez, M., & Esposito, M. (2014). Multilevel causation and the extended synthesis. *Biological Theory*, 9, 209–222.
- Mayr, E. (1961). Cause and effect in biology. *Science*, 134, 1501–1506.
- Mayr, E. (1982). *The growth of biological thought: Diversity, evolution, inheritance*. Cambridge: Harvard University Press.
- Miller, W. III (2008). The hierarchical structure of ecosystems: Connections to evolution. *Evolution: Education and Outreach*, 1, 16–24.
- Miller, W. III (2016). Unification of macroevolutionary theory. Biologic hierarchies, consonance, and the possibility of connecting the dots. In N. Eldredge, T. Pievani, E. M. Serrelli & I. Tëmkin (Eds.), *Evolutionary theory: A hierarchical perspective* (pp. 243–259). Chicago: University of Chicago Press.
- Müller, G. B. (2007). Six memos for Evo-Devo. In M. D. Laubichler & J. Maienschein (Eds.), *From embryology to Evo-Devo: A history*

- of developmental evolution (pp. 499–524). Cambridge: The MIT Press.
- Müller, G. B. (2014). EvoDevo shapes the extended synthesis. *Biological Theory*, 9, 119–121.
- Nei, M. (2013). *Mutation-driven evolution*. Oxford: Oxford University Press.
- Nicholson, D. J. (2014). The return of the organism as a fundamental explanatory concept in biology. *Philosophy Compass*, 9(5), 347–359.
- Noble, D., Jablonka, E., Joyner, M. J., Müller, G. B., & Omholt, S. W. (2014). Evolution evolves: Physiology returns to centre stage. *The Journal of physiology*, 592, 2237–2244.
- Odling-Smee, F. J. (2009). Niche construction in evolution, ecosystems and developmental biology. In A. Barberousse, M. Morange & T. Pradeu (Eds.), *Mapping the future of biology* (pp. 69–91). New York: Springer.
- Odling-Smee, F. J., Laland, K. N., & Feldman, M. W. (2003). *Niche construction: The neglected process in evolution*. Princeton: Princeton University Press.
- Odling-Smee, J., Erwin, D. H., Palkovacs, E. P., Feldman, M. W., & Laland, K. N. (2013). Niche construction theory: A practical guide for ecologists. *The Quarterly Review of Biology*, 88, 4–28.
- Odling-Smee, J., & Laland, K. N. (2011). Ecological inheritance and cultural inheritance: What are they and how do they differ? *Biological Theory*, 6, 220–230.
- Okasha, S. (2006). *Evolution and the levels of selection*. Oxford: Oxford University Press.
- Okasha, S. (2011). Emergence, hierarchy and top-down causation in evolutionary biology. *Interface Focus*, 2, 49–54.
- Oyama, S. (2000). *The ontogeny of information. Developmental systems and evolution*. Durham: Duke University Press.
- Parravicini, A., & Pievani, T. (2016). Multi-level human evolution: Ecological patterns in hominin phylogeny. *Journal of Anthropological Sciences*, 94, 167–182.
- Pavličev, M., & Wagner, G. P. (2015). Evolutionary systems biology: Shifting focus to the context-dependency of genetic effects. In L. B. Martin, G. K. Ghalambor & H. A. Woods (Eds.), *Integrative Organismal Biology* (pp. 91–108). Hoboken: Wiley.
- Pepper, J. W., & Herron, M. D. (2008). Does biology need an organism concept? *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 83(4), 621–627.
- Pievani, T. (2016a). How to rethink evolutionary theory: A plurality of evolutionary patterns. *Evolutionary Biology*, 43(4), 446–455.
- Pievani, T. (2016b). Hierarchy theory and the extended synthesis debate. In N. Eldredge, T. Pievani, E. M. Serrelli & I. Tëmkin (Eds.), *Evolutionary theory: A hierarchical perspective* (pp. 351–364). Chicago: University of Chicago Press.
- Pievani, T., & Parravicini, A. (2016). Multilevel selection in a broader hierarchical perspective. In N. Eldredge, T. Pievani, E. M. Serrelli & I. Tëmkin (Eds.), *Evolutionary theory: A hierarchical perspective* (pp. 174–201). Chicago: University of Chicago Press.
- Pievani, T., & Serrelli, E. (2013). Bucket thinking: The future framework for evolutionary explanation. *Contrastes*, 18, 389–405.
- Pigliucci, M. (2009). An extended synthesis for evolutionary biology. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1168, 218–228.
- Pigliucci, M., & Müller, G. B. (Eds.). (2010a). *Evolution: The extended synthesis*. Boston: MIT Press.
- Pigliucci, M., & Müller, G. B. (2010b). Elements of an extended evolutionary synthesis. In M. Pigliucci & G. B. Müller (Eds.), *Evolution: The extended synthesis* (pp. 3–17). Boston: The MIT Press.
- Piperno, D. R. (2017). Assessing elements of an extended evolutionary synthesis for plant domestication and agricultural origin research. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. <https://doi.org/10.1073/pnas.1703658114>.
- Provine, W. B. (2001). *The origins of theoretical population genetics* (2nd edn.). Chicago: University of Chicago Press.
- Reif, W. E., Junker, T., & Hoßfeld, U. (2000). The synthetic theory of evolution: General problems and the German contribution to the synthesis. *Theory in Biosciences*, 119, 41–49.
- Riedl, R. (1978). *Order in living organisms: A systems analysis of evolution*. New York: Wiley.
- Sansom, R. (2009). The nature of developmental constraints and the difference-maker argument for externalism. *Biology and Philosophy*, 24, 441–445.
- Sepkoski, D. (2012). *Rereading the fossil record: The growth of paleobiology as an evolutionary discipline*. Chicago: University of Chicago Press.
- Serrelli, E., & Gontier, N. (2015). Macroevolutionary issues and approaches in evolutionary biology. In E. Serrelli & N. Gontier (Eds.), *Macroevolution: Explanation, interpretation and evidence* (pp. 1–25). Switzerland: Springer International Publishing.
- Simpson, G. G. (1944). *Tempo and mode in evolution*. New York: Columbia University Press.
- Sloan-Wilson, D. (2010). Multilevel selection and major transitions. In M. Pigliucci & G. B. Müller (Eds.), *Evolution: The extended synthesis* (pp. 81–93). Boston: The MIT Press.
- Stotz, K. (2014). Extended evolutionary psychology: The importance of transgenerational developmental plasticity. *Frontiers in Psychology*, 5, 908. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2014.00908>.
- Sultan, S. (2015). *Organism and environment: Ecological development, niche construction, and adaptation*. Oxford: Oxford University Press.
- Suman, F. (2016). An updated evolutionary research programme for the evolution of language. *Topoi*. <https://doi.org/10.1007/s11245-016-9419-7>.
- Svensson, E. I. (2017). On reciprocal causation in the evolutionary process. *Evolutionary Biology*. <https://doi.org/10.1007/s11692-017-9431-x>.
- Szathmáry, E. (2006). The origin of replicators and reproducers. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 361, 1761–1776.
- Tëmkin, I., & Eldredge, N. (2007). Phylogenetics and material cultural evolution. *Current Anthropology*, 48, 146–153.
- Tëmkin, I., & Eldredge, N. (2015). Networks and hierarchies: Approaching complexity in evolutionary theory. In E. Serrelli & N. Gontier (Eds.), *Macroevolution: Explanation, interpretation, evidence* (pp. 183–226). Switzerland: Springer International Publishing.
- Tëmkin, I., & Serrelli, E. (2016). General principles of biological hierarchical systems. In N. Eldredge, T. Pievani, E. M. Serrelli & I. Tëmkin (Eds.), *Evolutionary theory: A hierarchical perspective* (pp. 19–25). Chicago: University of Chicago Press.
- Turner, D. D. (2009). How much can we know about the causes of evolutionary trends? *Biology and Philosophy*, 24, 341–357.
- Van Bocxlaer, B., & Hunt, G. (2013). Morphological stasis in an ongoing gastropod radiation from Lake Malawi. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(34), 13892–13897.
- Vergara-Silva, F. (2016). Introducción. Filogenia y ontogenia del evolucionismo en antropología. *Cuicuilco*, 23(65), 118–132.
- Vianello, A., & Passamonti, S. (2016). Biochemistry and physiology within the framework of the extended synthesis of evolutionary biology. *Biology Direct*, 11, 7. <https://doi.org/10.1186/s13062-016-0109-6>.
- Vrba, E. S. (1985). Environment and evolution: Alternative causes of the temporal distribution of evolutionary events. *South African Journal of Science*, 81(5), 229–236.
- Vrba, E. S. (1993). Turnover-pulses, the Red Queen, and related topics. *American Journal of Science*, 293, 418–452.

- Vrba, E. S. (2005). Mass turnover and heterochrony events in response to physical change. *Paleobiology*, 31(2), 157–174.
- Wagner, A. (2011). *The origins of evolutionary innovations*. Oxford: Oxford University Press.
- Wagner, G. P. (2014). *Homology, genes and evolutionary innovation*. Princeton: Princeton University Press.
- Wagner, G. P. (2015). Reinventing the organism: Evolvability and homology in post-dahlem evolutionary biology. In A. C. Love (Ed.), *Conceptual change in biology. Scientific and philosophical perspectives on evolution and development* (pp. 327–342). Dordrecht: Springer Science and Business Media.
- Walsh, D. M. (2015). *Organisms, agency, and evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Welch, J. J. (2017). What's wrong with evolutionary biology? *Biology and Philosophy*, 32, 263–279.
- Winther, R. G., Wade, M. J., & Dimond, C. C. (2013). Pluralism in evolutionary controversies: Styles and averaging strategies in hierarchical selection theories. *Biology and Philosophy*, 28, 957–979.



# New Perspectives on Theory Change in Evolutionary Biology

Workshop ‘The Extended Evolutionary Synthesis: Philosophical and Historical Dimensions’, Ruhr University Bochum, Germany, March 21–22, 2019

Alejandro Fábregas-Tejeda<sup>1,2</sup> 

© Springer Nature B.V. 2019

## 1 Introduction

‘Theory change’ has a long tradition of being a topic of general interest for philosophers of science (e.g., Laudan et al. 1986). With respect to biology, ‘theory change’ has been a widely discussed subject throughout the twentieth century, both by scientists looking inside their own disciplinary practices and by philosophers (e.g., Culp and Kitcher 1989; Darden 1991). Preeminently, the relationship between ‘development’ and ‘evolution’ has prompted a lot of debates regarding conceptual change in the life sciences (see Love 2015). In the last two decades, evolutionary biologists that embrace a ‘developmental perspective’ on evolution are increasingly revamping the ‘theory change’ discourse under the banner of the ‘Extended Evolutionary Synthesis’ (EES).

As part of the EES movement, researchers coming from different disciplinary backgrounds are (1) emphasizing organismal causes of development, inheritance and differential fitness, the role of constructive processes in development and evolution, and reciprocal representations of causation between organism–environment; and (2) highlighting different evolutionary processes, including those that generate novel variants, bias natural selection, modify the frequency of heritable variation and contribute to an inclusive view of inheritance, encompassing genetic and extra-genetic systems (see Laland et al. 2015). For many of them, the emergence of the EES is a signal that tides are turning to allow for new theoretical frameworks—besides the standard view, heavily influenced by the methods, concepts and formalizations of population genetics—to understand the evolution of organic form and the entangled relationships between organisms and environments. Philosophers of science interested in ‘theory change’ can learn from (and actively partake in) these unfolding debates in contemporary evolutionary biology. In addition, also advocates of a ‘philosophy of science-in-practice’ stance (sensu Boumans and Leonelli 2013) can find interesting questions in this debate, notably about whether and/or how theory production/

---

✉ Alejandro Fábregas-Tejeda  
fabregas\_alejandro@ciencias.unam.mx

<sup>1</sup> Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Circuito Exterior, Ciudad Universitaria S/N, 04510 Mexico City, Mexico

<sup>2</sup> Posgrado en Filosofía de la Ciencia, UNAM, Mexico City, Mexico

theorizing as a scientific practice is changing through the EES. This can be a good platform to delve into ‘biological theorizing in practice’.

Recently, a group of biologists, philosophers and historians of science gathered at Ruhr University Bochum (RUB) for the 7th Workshop on History and Philosophy of the Life Sciences organized by Jan Baedke and Christina Brandt, entitled “*The Extended Evolutionary Synthesis: Philosophical and Historical Dimensions*” (March 21–22, 2019). This multidisciplinary community of scholars was brought together to reflect on past and present conceptual, explanatory, methodological, and sociological challenges that developmentally-oriented views in evolutionary biology face. The EES was used as a stepping stone for many of these discussions; however, also other important philosophical and historical topics were addressed that ‘extend’ beyond this conceptual framework. Here, I provide a brief introduction to the EES debate, and then I recount some of the topics and discussions that took place in the aforementioned workshop.

## 2 A Brief Introduction to the EES Debate

In 2007, the journal *Evolution* hosted a commentary piece by evolutionary biologist and philosopher Massimo Pigliucci entitled ‘Do We Need an Extended Evolutionary Synthesis?’ There, Pigliucci argued that, to account for the evolution of organic form, the field should embrace concepts such as evolvability (i.e., the capacity to produce heritable and selectable phenotypic variation) and phenotypic plasticity, and benefit from research coming from evolutionary developmental biology (Evo-Devo), ‘omics-sciences’, epigenetics, and ‘complexity theory’ (Pigliucci 2007, 2745–2748). All those (assertedly non-trivial) add-ons were asserted by Pigliucci under the label ‘Extended Evolutionary Synthesis’. Back in 2007, evolutionary embryologist Gerd B. Müller also called to ‘extend’ the evolutionary narratives allied to the epistemic assumptions of the Modern Synthesis (MS), but solely on the grounds of what Evo-Devo could bring to the table, in terms of the multiple research programs it fosters, and major theoretical themes (such as modularity, phenotypic plasticity, and evolutionary innovation) that engender significant departures in how to think about the *evolvability*, *emergences* and *organization* of biological systems (Müller 2007; see also Müller and Newman 2003). In 2008, with the outlook of an EES in mind, Pigliucci and Müller organized an interdisciplinary workshop at the Konrad Lorenz Institute for Evolution and Cognition Research (Austria), out of which a (now widely discussed) multi-authored volume arose (Pigliucci and Müller 2010a).

In the introduction of that book, the editors argued: “[The] *shift of emphasis from statistical correlation to mechanistic causation* arguably represents the most critical change in evolutionary theory today” (Pigliucci and Müller 2010b, 12; emphasis added). In this regard, sympathizers to an EES contended that “[w]ithout a more thorough understanding of complex developing systems we are unable to address how complex phenotypes originate and to what extent existing developmental systems may bias, facilitate or constrain the phenotypic space” (Helanterä 2011, 939).

The reactions to the intellectual enterprise hinted by Pigliucci and Müller (2010a) were manifold, with multifarious emphases and not few detractors. Many early publications presented the EES in opposition to the (gene-centric) populational framework of the standard theory (e.g., Jablonka and Lamb 2008), alluding in some cases to a ‘replacement’ rather than ‘extension’. Philosopher Lindsay Craig (2010), for instance, maintained that all the talk about of ‘extension’ misqualified the profound change implied, and that we should speak instead

of a ‘New Synthesis’ involving considerable remodeling; Müller and Pigliucci (2010, 276) rejoined by adopting a semantic view of scientific theories open to model pluralism.

Despite philosophical arguments like those, the discursive opposition between the EES and standard evolutionary theory (SET) abides today, as epitomized by a famous stand-off that appeared in the pages of *Nature* (Laland et al. 2014; Wray et al. 2014). For the proponents of the EES, the narrow and ‘gene-centric’ stance of the SET fails to capture the “full gamut of processes that direct evolution. Missing pieces include how physical development influences the generation of variation (developmental bias); how the environment directly shapes organisms’ traits (plasticity); how organisms modify environments (niche construction); and how organisms transmit more than genes across generations (extragenetic inheritance)” (Laland et al. 2014, 162). The EES construes those processes as *rightful evolutionary causes*, whereas the most orthodox evolutionists regard them as mere outcomes of evolution, usually explained by genes and selective pressures acting on them (see also Baedke 2017; Uller and Helanterä 2019).

Many EES proponents have resorted to Kuhnian or Lakatosian perspectives to understand ‘theory change’, but different answers to these classical models have been offered (see Fábregas-Tejeda and Vergara-Silva 2018). Now spearheaded by Kevin Laland and Tobias Uller, the EES movement is gaining momentum with interdisciplinary projects, press attention and the involvement of a large group of biologists and philosophers of science from a wide-range of academic backgrounds that share epistemic goals and agendas.<sup>1</sup> After more than 10 years of debates and discussions about the mechanisms and central concepts of the EES, it becomes crucial to pay more attention to the philosophical and historical dimensions of this debate (see Casanueva-López and Vergara-Silva 2018). This was the very aim of the workshop at Ruhr University Bochum.

### 3 Workshop ‘The Extended Evolutionary Synthesis: Philosophical and Historical Dimensions’

Gerd Müller (Konrad Lorenz Institute/University of Vienna) kicked off the workshop with the talk “*The Extended Evolutionary Synthesis: Structure and Predictions*”. He contended that the MS/SET is still burdened by several explanatory deficits, especially those regarding the origins and transformations of organic form. Müller maintained that developmental systems can react to selectional or environmental perturbations in biased, emergent, and discontinuous ways, and suggested that this is something the theoretical structure of the MS is not able to cope with. Moreover, his argument goes, many *explananda* fall outside the purview of the standard view (e.g., the origin of novel phenotypic characters), so a different conceptual framework, namely the EES, is needed to increase the *explanatory scope* of evolutionary biology. Müller granted that there is dissent between the proponents of the EES in terms of what this conceptual framework is or entails in the conceptual/theoretical landscape of evolutionary biology. For the rest of the talk, he focused on the contributions that three concepts from Evo-Devo (developmental bias, emergent patterning, and developmental bistabilities) can make to the EES, and gave empirical examples studied within the field. “Understanding the rules of developmental variation permits [researchers] to be *predictive* about evolutionary variation”, he proclaimed. For Müller, a strong criterion to differentiate the EES from the SET is the different predictions they yield. He made the

<sup>1</sup> See <http://extendedevolutionarysynthesis.com>.

argument that diverse “conceptual innovations” coming from other fields help to render the EES as a coherent explanatory framework with heuristic fruitfulness.

Next came Andrew Buskell (University of Cambridge) with the talk “*Arguing for the Extended Evolutionary Synthesis: Concept-Driven Explication*”. Buskell proposed to distinguish different understandings of ‘conceptual change’ in arguments for the EES by employing Rudolf Carnap’s idea of ‘explication’. Carnap understood explication as a method of re-engineering concepts for the sake of advancing theories (Brun 2016). *Prima facie* this notion seems to be fitting for the EES, as this framework is commonly said to bring *conceptual change* to evolutionary biology (Uller and Helanterä 2019). Buskell maintained that Carnap’s basic idea is that explication is a process of making concepts precise; this is usually accomplished by exerting conceptual clarifications, and then by replacing a vernacular, inexact concept (the explicandum) with a more exact concept (the explicatum). The following step would be the mutual adjustment between explicandum and explicatum, potentially leading up to formalization. According to Buskell, outcomes of this process can be multifarious: terms may diffuse back through the vernacular, be explicitly replaced, or exist alongside retained vernacular concepts. Several strategies linked to explication are often attributed to the EES by critics and advocates. Explication is, then, one way of diagnosing divergent understandings of the role of conceptual innovation in the EES. Different EES concepts range in novelty and perceived centrality; however, their usage within this framework seem to follow what Buskell called a ‘concept-driven approach’, i.e., explication processes introduce new concepts that “are driven by ‘sketches’ to be filled out with further philosophical reflection and empirical results”. The opposite view is a ‘phenomenon-driven approach’ where explication processes are steered by the demands of capturing particular empirical phenomena. Buskell suggested that, within the EES, a range of concepts associated with changes in entrenched conceptions/practices might be instances of a ‘concept-driven approach’. What Buskell attempted to show—using the example of niche construction—is that such concept-driven approaches may seem to generate idiosyncratic and conflicting sets of concepts, yet the process of mutual adjustment in biology can often make these radical-seeming concepts compatible with SET’s concepts.

The third talk of the day, “*The Evolution of Theory in Evolutionary Biology*”, was delivered by Peter Hammerstein (Humboldt University of Berlin). He stressed the need to produce a comprehensive and comprehensible account of the EES for future generations of biologists (and this pedagogical need was later accentuated by other scholars at several points during the workshop). For Hammerstein, the EES upholds a ‘phenotype-first view’ of evolution, in contrast to the ‘genotype-first view’ of the MS. Clashes between these two broad approaches became common in evolutionary biology during the last decades of the twentieth century (e.g., Karlin 1975; Maynard Smith 1978). Hammerstein exemplified the divergences between genetic and phenotypic approaches to model (adaptive) evolution with his ‘streetcar theory’ (see Hammerstein 1996). He defended that, in certain instances, evolutionary arguments can be based on phenotypic outcomes alone, without having to involve genetics. Hammerstein then centered his talk on several elements that, for him, the EES needs to embrace fully: fighting gene centrism/reductionism (especially in modeling approaches), and tackling network evolution, plasticity, and endosymbiosis.

I, Alejandro Fábregas-Tejeda (National Autonomous University of Mexico), gave the talk “*Explanation and the EES: Explanatory Integration, Epistemic Goals, and Explanatory Power*”. I argued that, even though the EES is said to be built around four different research areas with convergent themes (Laland et al. 2015, 3), a view that posits the fusion of whole scientific fields is not suitable to understand the ‘explanatory integration’ being undertaken by this conceptual framework. I defended the view that there are

two philosophical avenues to study explanatory integration in the EES: one linked to its epistemic goals that drive integration forward, and a second that deals with explanatory standards. Epistemic goals are complex scientific problems consisting of a set of related questions (Brigandt 2010). An epistemic goal for the EES, among others, is to understand the constructive roles organisms play in shaping their own development and evolution, and how they change their environments in evolutionary meaningful ways. The EES, as a whole, resembles a diffuse network of multiple epistemic units derived from different biological subdisciplines and evolutionary theories/models in complex and pluralistic dialogue sharing epistemic goals (Fábregas-Tejeda and Vergara-Silva 2018). A second avenue to study explanatory integration relates to questions about what actually makes certain explanations *good*, and how can biologists compare the value or ‘power’ of different coexisting explanations. I presented a framework in which the value of explanations can be evaluated along various parameters, like precision, sensitivity, and cognitive salience. These parameters exhibit tradeoffs between them. I showed that there exists a usually overlooked diversity of explanatory standards *within* the EES. This diversity may lead to difficulties for theoretical and methodological integration in this conceptual framework.

Historicizing the emergence of the EES is a task yet to be undertaken by scholars with proper historiographical rigor. In the previous section, Pigliucci (2007) was taken as a starting point of the movement with its self-assumed name (i.e., EES), but not necessarily of the individual ideas, theories, methods, and practices comprised under this banner. We need to recognize that the continuities or discontinuities between the EES and, for instance, organism-centered perspectives of the early decades of twentieth-century biology (e.g., British and American organicisms, dialectical materialism, and German holistic biology) need to be carefully addressed (and not taken for granted) by scientists, historians and philosophers of biology (for historically-informed discussions, see Esposito 2013; Nicholson and Gawne 2015; Rieppel 2016; Peterson 2016; Baedke 2018). That important point was raised by Jan Baedke and Daniel Nicholson during the workshop, which I take to be one of the most important open problems in the current EES debate. I would contend that the same is the case for other late-twentieth century and twenty-first-century calls to extend the MS/SET (e.g., Eldredge 1985; Endler and McLellan 1988; see also Depew and Weber 2013), i.e. how exactly are they connected to the advent of the EES (if they are connected at all) is an issue to be clarified by historiographical work.

In that sense, the first day ended with a talk by Jan Baedke (Ruhr University Bochum) and Daniel Nicholson (Konrad Lorenz Institute) that sparked a lot of discussion: “*The Extended Evolutionary Synthesis: Old Wine in New Bottles?*” Both scholars argued that this recent debate still lacks a comprehensive/suitable historical understanding of which theoretical traditions flow into the stream of the EES. Most attempts to historically contextualize the EES merely resort to contrast it with the MS and to spell out what separates this framework from the standard view. On a second plane, certain attempts merely point out the contributions of (some) iconic figures, such as Conrad Hal Waddington. Baedke and Nicholson maintained that such historical perspectives easily run into an impasse. With proper historiographical rigor, they showed that the theoretical tenets of the EES are not ‘post-MS’ but ‘pre-MS’, in the sense that a lot of similar ideas from early twentieth century (predating the MS) about the central relationships between gene-organism, organism-environment, organism-organism are currently reappearing in evolutionary biology. These ideas were widely debated by a broad and articulated community of scholars that belonged to the ‘Organicist Movement’, including (British) organicism, dialectical materialism and German holistic biology (see Nicholson and Gawne 2015; Baedke 2018). They argued that the EES is in need of a positive narrative to account for its historical roots, besides simply

claiming that this conceptual framework departs from the MS. Baedke and Nicholson concluded the talk by stressing that the investigation of these associations is of interest not only for historians: There are common conceptual and methodological challenges to be addressed by EES advocates that the organicists encountered in their times, but could not solve. In order to move evolutionary theory forward, the EES can definitely learn from the past by taking into account former organicist debates.

Day 2 began with the talk “*The Disciplinary Matrix of the EES*” by Eva Jablonka (Tel-Aviv University). Jablonka stated what, in her opinion, clearly demarcates the EES from the MS: The EES offers a developmental systems approach to heredity and evolution, and it is an organism-centered view; inheritance is based on both replicative and constructive processes; moreover, the inheritance of acquired (phenotypic) characters is a non-problematical aspect of evolution. For the EES, Jablonka argued, there is no privileged level of evolutionary analysis. She countenanced the extension of mathematical models and the development of new techniques to tease apart different inheritance inputs (e.g., CRISPR-based methods for manipulating methylation patterns, methods to analyze the methylome of ancient DNA samples), and suggested that the EES should strive to offer reformulations to concepts such as ‘homology’ and ‘cognition’. Her exposition then turned to discuss two possible models of theory change to account for the emergence of the EES: Kuhnian ‘paradigm shifts’ and Ludwik Fleck’s ideas about changes in ‘thought styles’. Jablonka did not commit to any of the views, but claimed that they offer heuristic guidance to understand the changes brought about by the EES. What new ‘exemplars’ the EES proposes for evolutionary biologists? What normative values are being introduced? Is there a ‘gestalt switch’ happening when moving to an EES standpoint? Jablonka also compared the EES to other calls to ‘extend’ the MS during the last decades of the preceding century, but she recognized that there are distinct factors at play: inflammatory rhetoric is not endorsed and the EES bears a renewed “emotional element of trust” for younger evolutionary biologists. She urged other EES-supporters to write a textbook, in a Fleckian move to further consolidate the ‘thought collective’ of the EES.

Vanessa Lux (Ruhr University Bochum) spoke on “*Epigenetics: Flexibilizing the Genome or Stabilizing Change?*” Lux tried to flesh out what could be some of the shortcomings of embracing molecular epigenetics (ME) to build bridges between development and evolution. She mentioned that ME adds another layer of observations related to developmental pathways, but these get contrary interpretations by developmental genetics and systems biology. This means that, at the same time, ME is depicted (1) as adding additional flexibility to the genome and the developmental processes, and (2) as the main contributor in the stabilization of development (through epigenetic mechanisms that restrict gene expression in differentiated cells to establish lineage-specific transcriptomic profiles). Furthermore, she argued that ME plays different epistemic roles in the study of evolution as well: flexibilizing the genome (increasing mutability and physiological plasticity, and adding an additional inheritance system fostering short-term adaptations) and stabilizing change. Due to this complexity, “from an epistemological perspective, epigenetics does not provide an ideal platform to negotiate the integration of evolution and development”, she concluded.

Tobias Uller (Lund University) presented the talk “*Evolutionary Explanations and the EES*”. He began by characterizing the attempt of Laland et al. (2015) to portray the EES. Uller granted that not everything worked to establish good communication with other communities of evolutionary biologists. Paying attention to the nature of scientific explanation can help to understand why that was the case, he maintained. Following Potochnik (2017), Uller remarked the important role that idealizations play in the success and epistemic aims

of science (i.e., providing understanding, both a cognitive state and an epistemic achievement). It is inescapable that all scientific models implicitly or explicitly make simplifications or ignore variables/interactions. Uller attested that the three main components of evolution (heredity, variation, and selection), and their relations, have been idealized in different ways throughout history. The MS's idealizations were directed to explain selection, and so was born the genetic representation of evolution by natural selection. The problem is that some evolutionary biologists mistake these idealizations as a precise depiction of reality (i.e., they reify their models) and do not condone the production of new idealizations. The idealizations of the MS prevent developmental causes from being regarded as evolutionary causes. Uller illustrated how different idealizations work in evolutionary biology by analyzing examples of disparate understandings of 'developmental plasticity'. In the EES, variation, heredity, and selection should not be disentangled and understood as causally autonomous, given that processes such as developmental bias, phenotypic plasticity, extra-genetic inheritance, and niche construction offer various cases in which developmental causes can direct and facilitate evolutionary change. Uller had a main concern in mind: How best to talk to evolutionary biologists about idealizations and explanations? His presentation lived up to Angela Potochnik's (2016) argument that considering an explanation's communicative role is crucial to any satisfactory account of explanation.

The last talk of the second day was given by Philippe Huneman (French National Center for Scientific Research): "*Tracing the Controversy Back to an Alternative within the Modern Synthesis: Simple vs. Complex Evolution*". Huneman provided a general overview of some of the challenges that were posed to the MS throughout the second half of the twentieth century. Huneman argued that the MS was more a sociological movement than a *bona fide* 'theoretical synthesis'. He contended that, in the MS, alternation of emphases allows for integration of theoretical novelties, and that this framework also encompasses cases of acclimatization by exportation. For Huneman, it is hard to draw the lines of where the MS stops, and therefore it is hard to define an 'extension'. He declared that many current controversies can, to a certain extent, already be found in early debates of the MS (for instance, 'simple modeling vs. embracing complexity' in Fisher's and Wright's approaches, respectively). Huneman then presented a collaboration with Eric Bapteste to provide a 'generalised enlargement' of evolutionary biology (Bapteste and Huneman 2018). He argued that, since the living world evolves as a dynamic network of interactions, evolutionary biology could become a science of evolving networks at different levels with the goal to explain organisational complexity. An enlargement of evolutionary biology could happen by focusing explanations and theories on collectives of interacting components and scaffolding relationships. Huneman claimed that this approach pursues the strategy of embracing the complexity of the biological world.

The workshop reached its conclusion with a general discussion session. Several questions were addressed here. For instance, the historical and sociological reasons that made the MS so powerful around the world. The need for more ethnographic and sociological studies of evolutionary biology was highlighted. The cardinal issue became how to move the EES debate forward. How can the EES avoid mistakes that previous attempts to 'extend' the MS made, like biological/process structuralism? How can the EES gain acceptability and trust among evolutionary biologists? What philosophical analyses need to be conducted to understand the nature of the ongoing change? Many scholars seemed to agree on the need to write a textbook for the next generations of biologists.

Overall, the workshop addressed (1) the conceptual and explanatory foundations of the EES, (2) some methodological and sociological/disciplinary challenges this approach needs to confront, as well as (3) historical cases (like organism-centered perspectives of

early twentieth century) that help understanding the deep historical roots of current debates in evolutionary biology. This workshop unfolded a few days before another big scientific meeting related to the EES took place: “*Evolution Evolving. Process, Mechanism, and Theory*” at Cambridge University.<sup>2</sup> In that meeting, many EES-minded biologists presented and discussed interesting empirical findings. It remains a challenge for scientists and philosophers to better integrate sound empirical research with rigorous philosophical and historical perspectives, for the sake of enriching our understanding of current evolutionary biology and to offer new prospects of what the EES can be in the future.

**Acknowledgements** I thank Dan Nicholson, Francisco Vergara-Silva, Ricardo Muñoz, Andrew Buskell, Kevin Laland, Katrina Falkenberg, and especially Jan Baedke for reading previous versions of this workshop report, and for pointing out ways to improve it. Any mistake or misstatement of opinions is entirely my fault. I acknowledge the financial support provided by the LabExchange program of Ruhr University Bochum to attend to this workshop. I also thank Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología and Posgrado en Filosofía de la Ciencia, UNAM for additional funding. I acknowledge the attentive editorial assistance of Helmut Pulte. Last but not least, I sincerely thank all the speakers and attendees of the workshop for creating such an intellectually stimulating atmosphere to discuss philosophical and historical problems related to the EES.

## References

- Baedke, J. (2017). Expanding views of evolution and causality. *Journal for General Philosophy of Science*, 48(4), 591–594.
- Baedke, J. (2018). O Organism, Where art thou? Old and new challenges for organism-centered biology. *Journal of the History of Biology*, 52(2), 293–324. <https://doi.org/10.1007/s10739-018-9549-4>.
- Baptiste, E., & Huneman, P. (2018). Towards a dynamic interaction network of life to unify and expand the evolutionary theory. *BMC Biology*, 16(1), 56. <https://doi.org/10.1186/s12915-018-0531-6>.
- Boumans, M., & Leonelli, S. (2013). Introduction: On the philosophy of science in practice. *Journal for General Philosophy of Science*, 44(2), 259–261.
- Brigandt, I. (2010). Beyond reduction and pluralism: Toward an epistemology of explanatory integration in biology. *Erkenntnis*, 73(3), 295–311.
- Brun, G. (2016). Explication as a method of conceptual re-engineering. *Erkenntnis*, 81(6), 1211–1241.
- Casanueva-López, M., & Vergara-Silva, F. (2018). Teoría de construcción de nicho. “Síntesis Evolutiva Extendida” y filosofía de la ciencia: discusiones pendientes. In J. Muñoz-Rubio (Coord.), *La biología evolutiva contemporánea: ¿una revolución más en la ciencia?* (pp. 299–355). Ciudad de México: CEI-ICH, UNAM.
- Craig, L. (2010). The so-called extended synthesis and population genetics. *Biological Theory*, 5(2), 117–123.
- Culp, S., & Kitcher, P. (1989). Theory structure and theory change in contemporary molecular biology. *British Journal for the Philosophy of Science*, 40(4), 459–483.
- Darden, L. (1991). *Theory change in science: Strategies from Mendelian genetics*. New York: Oxford University Press.
- Depew, D. J., & Weber, B. H. (2013). Challenging darwinism: Expanding, extending, replacing. In M. Ruse (Ed.), *The Cambridge encyclopedia of Darwin and evolutionary thought* (pp. 405–411). Cambridge: Cambridge University Press.
- Eldredge, N. (1985). *Unfinished synthesis: Biological hierarchies and modern evolutionary thought*. Oxford: Oxford University Press.
- Endler, J. A., & McLellan, T. (1988). The processes of evolution: Toward a newer synthesis. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19(1), 395–421.
- Espósito, M. (2013). *Romantic biology, 1890–1945*. London: Pickering & Chatto.
- Fábregas-Tejeda, A., & Vergara-Silva, F. (2018). The emerging structure of the extended evolutionary synthesis: Where does Evo-Devo fit in? *Theory in Biosciences*, 137(2), 169–184.

<sup>2</sup> See <https://evolutionevolving.org/>.

- Hammerstein, P. (1996). Darwinian adaptation, population genetics and the streetcar theory of evolution. *Journal of Mathematical Biology*, 34(5–6), 511–532.
- Helanterä, H. (2011). Extending the modern synthesis with ants: Ant encounters. *Biology and Philosophy*, 26(6), 935–944.
- Jablonka, E., & Lamb, M. (2008). Soft inheritance: Challenging the modern synthesis. *Genetics and Molecular Biology*, 31(2), 389–395.
- Karlin, S. (1975). General two-locus selection models: Some objectives, results and interpretations. *Theoretical Population Biology*, 7(3), 364–398.
- Laland, K., Uller, T., Feldman, M. W., Sterelny, K., et al. (2014). Does evolutionary theory need a rethink? Yes, urgently. *Nature*, 514(7521), 161–164.
- Laland, K., Uller, T., Feldman, M. W., Sterelny, K., et al. (2015). The extended evolutionary synthesis: Its structure, assumptions and predictions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1813), 20151019. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1019>.
- Laudan, L., Donovan, A., Laudan, R., Barker, P., et al. (1986). Scientific change: Philosophical models and historical research. *Synthese*, 69(2), 141–223.
- Love, A. C. (Ed.). (2015). *Conceptual change in biology: Scientific and philosophical perspectives on evolution and development*. Dordrecht: Springer.
- Maynard Smith, J. (1978). Optimisation theory in evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 9, 31–56.
- Müller, G. B. (2007). Evo-Devo: Extending the evolutionary synthesis. *Nature Reviews Genetics*, 8, 943–949. <https://doi.org/10.1038/nrg2219>.
- Müller, G. B., & Newman, S. A. (Eds.). (2003). *Origination of organismal form: Beyond the gene in developmental and evolutionary biology*. Cambridge, MA: The MIT Press.
- Müller, G. B., & Pigliucci, M. (2010). Extended synthesis: Theory expansion or alternative? *Biological Theory*, 5(3), 275–276.
- Nicholson, D. J., & Gawne, R. (2015). Neither logical empiricism nor vitalism, but organicism: What the philosophy of biology was. *History and Philosophy of the Life Sciences*, 37(4), 345–381.
- Peterson, E. L. (2016). *The life organic. The theoretical biology club and the roots of epigenetics*. Pittsburgh, PA: University of Pittsburgh Press.
- Pigliucci, M. (2007). Do we need an extended evolutionary synthesis? *Evolution*, 61(12), 2743–2749.
- Pigliucci, M., & Müller, G. B. (Eds.). (2010a). *Evolution: The extended synthesis*. Boston: The MIT Press.
- Pigliucci, M., & Müller, G. B. (2010b). Elements of an extended evolutionary synthesis. In M. Pigliucci & G. B. Müller (Eds.), *Evolution: The Extended Synthesis* (pp. 3–17). Boston: The MIT Press.
- Potochnik, A. (2016). Scientific explanation: Putting communication first. *Philosophy of Science*, 83(5), 721–732.
- Potochnik, A. (2017). *Idealization and the aims of science*. Chicago: University of Chicago Press.
- Rieppel, O. (2016). *Phylogenetic systematics: Haeckel to Hennig*. Boca Raton: CRC Press.
- Uller, T., & Helanterä, H. (2019). Niche construction and conceptual change in evolutionary biology. *The British Journal for the Philosophy of Science*, 70(2), 351–375.
- Wray, G. A., Hoekstra, H. E., Futuyma, D. J., Lenski, R. E., et al. (2014). Does evolutionary theory need a rethink? No, all is well. *Nature*, 514(7521), 161–164.