



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

BIOLOGÍA EVOLUTIVA

UNA PROPUESTA PLURALISTA EN TORNO A LA DISCUSIÓN DE LA SÍNTESIS EXTENDIDA EVOLUTIVA

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

CARLOS ISRAEL ROMÁN AGUILERA

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. ROSAURA RUÍZ GUTIÉRREZ

FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. ISMAEL LEDESMA MATEOS

FES IZTALACA, UNAM

DRA. ANA ROSA BARAHONA ECHEVERRÍA

FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

BIOLOGÍA EVOLUTIVA

UNA PROPUESTA PLURALISTA EN TORNO A LA DISCUSIÓN DE LA SÍNTESIS EXTENDIDA EVOLUTIVA

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

CARLOS ISRAEL ROMÁN AGUILERA

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. ROSAURA RUÍZ GUTIÉRREZ

FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. ISMAEL LEDESMA MATEOS

FES IZTALACA, UNAM

DRA. ANA ROSA BARAHONA ECHEVERRÍA

FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

Agradecimientos Institucionales

Mi agradecimiento al posgrado de Ciencias Biológicas y la UNAM, así como a CONACyT por haberme brindado los recursos necesarios para mi formación y aprendizaje. Reitero mi compromiso para con la sociedad cultural, científica y educativa tanto institucional como nacional en un marco global actual.

Agradezco profundamente al Dr. Carlos David Suárez Pascal por brindarme todo su apoyo en la construcción del presente trabajo.

A los miembros del comité Dra. Rosaura Ruíz Gutiérrez, Dra. Ana Rosa Barahona Echeverría y Dr. Ismael Ledesma Mateos.

Agradecimientos a título personal

Mi admiración y reconocimiento a mi madre Gema del Carmen Aguilera Román por todo su esfuerzo y amor para que yo pudiera llegar a este punto. A mis amistades más cercanas por todo el apoyo que me han ofrecido en mi crecimiento. Haré mi mejor esfuerzo por crecer y ayudar a la mayor cantidad de seres que sea posible.

Agradezco a todos los seres que han cooperado en la construcción de este proyecto. Esto abarca tanto a profesores y profesoras que he tenido durante los posgrados de filosofía de la ciencia y de ciencias biológicas como al personal de posgrado que ha sido amigable durante mis estudios de maestría. Agradezco a la UNAM, esta oportunidad y simultáneamente agradezco a las personas que han contribuido para que yo pudiera realizar una investigación cómo ésta. Entiendo bien que lo que yo hago depende de gran cantidad de seres cooperando para que esto suceda. Así que mi mejor forma de agradecer es igualmente contribuir, haciendo mi mejor esfuerzo por ayudar a otros seres vivientes.

Índice

Resumen	1
Abstract	2
1. Introducción	3
2. Capítulo 1: Pluralismo, pluralismo teórico y su extensión a la biología evolutiva	8
2.1 Pluralismo epistemológico y científico	8
2.2 Pluralismo teórico	14
2.3 Pluralismo teórico en la biología evolutiva	22
3. Capítulo 2: Un pasaje por la pluralidad teórica en la biología evolutiva en relación con la actual propuesta de la SEE	26
3.1 Exposición breve de la síntesis evolutiva extendida	26
3.2 Exposición y análisis de las principales teorías evolutivas contemporáneas en relación con la Síntesis Extendida Evolutiva	29
3.2.1 Genética de poblaciones	29
3.2.2 Evo-Devo	34
3.2.3 La construcción de nicho	39
3.2.4 Plasticidad fenotípica, herencia epigenética y evolucionabilidad	43
3.2.4.1 Plasticidad fenotípica	45
3.2.4.2 Herencia epigenética	48
3.2.4.3 Evolucionabilidad	51
3.2.5 La simbiogénesis	52
3.2.6 Tres perspectivas de la autoorganización	54
3.2.7 La teoría biosemiótica de Sharov	59
3.2.8 Conclusión breve del capítulo	63
4. Capítulo 3: Un diálogo crítico entre la pluralidad teórica y la Síntesis Evolutiva Extendida	65
4.1 Propuestas meta-teóricas de la Síntesis Evolutiva Extendida de Pigliucci, Müller, Kutschera y Nicklas, y Laland y colegas	65
5. Discusión General	72
6. Conclusión General	77
7. Referencias Bibliográficas Generales	92

Resumen

La Síntesis Extendida Evolutiva (EES por sus siglas en inglés *Extended Evolutionary Synthesis*) desde la perspectiva de sus defensores(as) es una propuesta meta-teórica que puede leerse en clave pluralista y/o integral como respuesta a la Síntesis Moderna desarrollada en la primera mitad del siglo XX. Este trabajo intenta reconocer si la EES efectivamente puede considerarse un marco teórico pluralista. Las propuestas teóricas como modelos, conceptos y teorías que hoy en día dialogan sobre el fenómeno evolutivo muestran que la Biología evolutiva se encuentra en un periodo de diversidad de perspectivas y disciplinas en la Biología evolutiva.

Las más destacables y que utilizamos en el presente trabajo tenemos a la genética de poblaciones, evo-devo, construcción de nicho, conceptos tales como herencia inclusiva, plasticidad fenotípica y evolucionabilidad, y marcos que se hallan en la frontera de la estructura meta-teórica de la EES; simbiogénesis, autoorganización y biosemiótica. Este ejercicio descriptivo nos permite tener un panorama general de las propuestas teóricas y sus diferencias explicativas en la actualidad, así como sus asunciones y ventajas que confiere cada una de ellas. Debido a la inconmesurabilidad parcial que hay entre las mismas.

Finalmente, reviso cuatro propuestas meta-teóricas de los/las defensores(as) de la EES: Pigliucci, Kutschera y Niklas, Müller, Laland y colegas. Ésta última como la muestra más acabada de lo que pretende ser un marco teórico estructurado, la cantidad de investigadores(as) que la integran y su oficialidad en la página web de los defensores de la EES. Evalúo entonces si la propuesta de Laland y colegas puede considerarse de carácter plural en un sentido teórico. Si bien la EES, desde la propuesta meta-teórica de Laland y colegas, promete un poder explicativo novedoso, ésta puede dirimir la pluralidad teórica en la Biología evolutiva si se erige como el único marco meta-teórico en la disciplina. Lo cual afectaría al desarrollo de la disciplina debido a que diluye el diálogo que hay entre perspectivas teóricas diferentes (no necesariamente complementarias). Proceso de diálogo que estudia y reconoce la diversidad de historias evolutivas y de mecanismos y procesos de importancia evolutiva. Así como al reconocimiento de la diversidad de grupos de investigación como un carácter deseable de una disciplina democrática, es decir, de una disciplina que promueve la diversidad de comunidades epistémicas.

Abstract

The Extended Evolutionary Synthesis (EES) from the perspective of its defenders is a meta-theoretical proposal that can be read in a pluralistic and/or integral key as a response to the Modern Synthesis developed in the first half of the 20th century. This work tries to recognize if the SEE can indeed require a pluralist theoretical framework. Theoretical proposals such as models, concepts and theories that today dialogue about the evolutionary phenomenon show that evolutionary biology is in a period of diversity of perspectives and disciplines in evolutionary biology.

The most notable and that we use in the present work are population genetics, evo-devo, niche construction, concepts such as inclusive inheritance, phenotypic plasticity and evolvability, and frameworks that are on the frontier of the meta-theoretical structure. of the EES; symbiogenesis, self-organization and biosemiotics. This descriptive exercise allows us to have an overview of the theoretical proposals and their explanatory differences at present, as well as their assumptions and advantages that influence each one of them. Due to the partial incommensurability between them.

Finally, I review four meta-theoretical proposals of the defenders of the SEE: Pigliucci, Kutschera and Niklas, Müller, Laland and colleagues. The latter as the most complete sample of what is intended to be a structured theoretical framework, the number of researchers that make it up and its official status on the website of the defenders of the EES. Evaluate then if the proposal of Laland and colleagues can prefer the plural character in a theoretical sense. Although the EES, from the meta-theoretical proposal of Laland and colleagues, promises a new explanatory power, it can settle the theoretical plurality in evolutionary biology if it stands as the only meta-theoretical framework in the discipline. This would affect the development of the discipline because it dilutes the dialogue between different (non-complementary) theoretical perspectives. Dialogue process that studies and recognizes the diversity of evolutionary histories and mechanisms and processes of evolutionary importance. As well as the recognition of the diversity of research groups as a desirable character of a democratic discipline, that is, of a discipline that promotes the diversity of epistemic communities.

Introducción

1.

La filosofía de la ciencia ha pasado de sostener una concepción empirista lógica (una creencia justificada tiene una lógica inductiva o deductiva en la construcción de la hipótesis) y un racionalismo crítico (creencias sujetas a revisión y expuestas a refutación) a una concepción de racionalidad científica histórica y situada. Ésta última corriente filosófica denominada giro historicista y las tesis de inconmensurabilidad fueron desarrolladas principalmente por Thomas Kuhn, Paul Feyerabend e Imre Lakatos¹ (Feyerabend, 1993; Kuhn, 1989; Lakatos, 1978). Este giro, dado a mitad del siglo XX, mostró, entre muchas otras cosas, que la ciencia puede no avanzar en línea recta hacia el progreso, y que, en cambio, está sujeta a diferentes cuestionamientos socio- científicos, tal como la carga teórica, el contexto sociohistórico, así como elementos de persuasión y política (Machamer & Silberstein, 2002).

Dado que la actividad científica es compleja, y se encuentra embebida en el contexto-sociocultural, no podemos simplificar todas las dinámicas y debates que se ciñen en dicha actividad a una narrativa simplista de los eventos, participantes y sus valores sociales y epistémicos. No obstante, me permitiré hacer frente a una visión más completa de lo que se puede entender por ciencia. Y desde dicha concesión intentaré mostrar la pluralidad de la biología evolutiva en la actualidad.

Se suele decirse que la controversia entre biometristas y mendelianos se fue cerrando con la emergencia de la genética de poblaciones elaborada inicialmente por Ronald A. Fisher, John Burdon Sanderson Haldane y Sewall Wright en la primera fase de construcción de la Síntesis Moderna (MS por sus siglas en inglés *Modern Synthesis*) (Gould, 2002). Este movimiento es relatado en la historia como un éxito, ya que construyó un programa de investigación, en términos lakatosianos, capaz de abrir camino a nuevas investigaciones en la biología

¹ Larry Laudan es otro exponente importante acerca de los análisis meta-teóricos de la ciencia. No obstante, su propuesta nos resulta poco reveladora para la presente tesis. Su tesis se centra en considerar que la ciencia progresa a través de tradiciones de conocimiento que resuelven problemas de diferente índole científica por medio de herramientas teóricas. La situación de cambio científico profundo está muy difuminada en su análisis, lo cual no nos ayuda a mostrar qué sucede con los momentos de síntesis. Si utilizáramos la tesis de Laudan, diríamos que la nueva expansión evolutiva simplemente es un marco que resuelve mejor los problemas que el programa anterior y, por tanto, que ello es igual a progreso científico. Esta interpretación no tiene que estar errada, sin embargo, no nos abona nada diferente a la perspectiva hegemónica de la ciencia; la ciencia progresa necesariamente en la medida que construye nuevos marcos conceptuales que responden al momento. Es una tesis más descriptiva que normativa sin pasar por el cuestionamiento de cuándo cierto tipo de resoluciones pueden ser deseables o no para la ciencia (Laudan, 1986).

evolutiva². Esto sentó las bases del pensamiento evolutivo del S. XX, el cual ha considerado que los cambios en las poblaciones se dan de manera continua, y pueden ser rastreados a partir de medir las frecuencias alélicas de tales poblaciones (Sarkar, 2002).

Como resultado, al interior del programa, se generaron disputas entre quienes favorecían el cambio dado por azar y selección, considerando a la deriva génica como la fuerza más importante evolutivamente, y los que favorecían exclusivamente a la selección natural (Sarkar, 2002). Asimismo, otro efecto de dicha síntesis fue la merma de otras visiones asociadas al desarrollo embriológico y la agencialidad del organismo. Ya antes de que se construyera la MS en Rusia se habían generado propuestas que contemplaban la cooperatividad como factor importante de evolución y la endosimbiosis, en contraposición a una visión más cargada hacia la supervivencia del más apto como motor principal de la evolución. Piotr Kropotkin y Konstantin Merezhkovsky fueron los autores ejemplares de estas visiones, el primero con su propuesta de ayuda mutua y el segundo con la noción de simbiogénesis. Éstas tampoco fueron consideradas como factores evolutivos relevantes o propuestas evolutivas importantes en la construcción de la MS (Gissis & Jablonka, 2011; Kropotkin, 2020; Kowallik & Martin, 2021; Okazaki *et al.*, 2021).

No hay que perder de vista que dichos cambios no sólo respondían a intereses científicos, a saber, entender mejor los procesos evolutivos, sino también iban compaginados con elementos socio políticos (e.i. Schweber, 1980). Es importante tener siempre en cuenta que ninguna construcción científica se halla fuera de un marco social e histórico y que es éste desde el cual surgen las ideas de los sujetos científicos. Hay que notar que la ciencia no se construye por un individuo, aunque la historia rastrea a los líderes de cada pensamiento. Por otro lado, el acceso y la construcción de la ciencia no ha sido democrática, la mayoría de las veces, tanto por contingencias históricas, como por los intereses de los sectores más privilegiados. Esto se ha venido cambiando con los años, pero el registro histórico y la composición social nos permiten decir que estamos en un mundo postcolonial, y esto también define qué prácticas y cosmovisiones epistémicas preponderan sobre otras, así como la ontología que construyen tales epistemologías (De Sousa Santos & Meneses, 2014).

Dado que los científicos son personas embebidas en un contexto (aunque pueda sonar repetitivo), no podemos ignorar que sus posiciones sociohistóricas y políticas se imbrican en la construcción de los mismo enunciados, proposiciones y teorías científicas, para bien y para mal. Tal es el caso del pensamiento genocéntrico consecuente a la construcción de la MS, así como a la idealización de progreso. Dado que la biología evolutiva se

² Lakatos propone los ‘programas de investigación’ como agendas científicas que contiene un núcleo duro que no está sujeto directamente a comprobaciones, y un cinturón protector de hipótesis auxiliares que pretenden dar explicación a diferentes fenómenos. El falsacionismo sofisticado, con respecto al falsacionismo popperiano, implica conceder que una refutación a predicciones no lleva instantáneamente a abandonar dicho programa de investigación, sino que requiere del debilitamiento del programa de investigación; programa degenerativo (Lakatos, 1978).

introduce en el tema del devenir de la vida, no es de extrañarse que surgieran ideas tales como la eugenesia, un pensamiento biológico y social que se centra en la idea de la mejora de la especie humana a través de un argumento seleccionista (Soulie, 2018). En contraposición a esta visión, aquellas como la de Richard Lewontin y Stephen Jay Gould, se erigen como una crítica al pensamiento panadaptacionista, el cual supone que todo carácter biológico es consecuencia de una adaptación al medio (Gould & Lewontin, 1979). Esta crítica permite considerar que la dinámica humana con su mundo artefactual no puede sólo interpretarse como una batalla contra el medio ambiente, sino que también puede mirarse como la construcción de nuestros espacios de habitabilidad al igual que ocurre con otras especies³ (Lewontin, 2000). Así, Lewontin integra nuestra artificialidad a un mundo biológico, con la noción de construcción de nicho. Aquí, una observación desde una mirada plural: *comparar entre diferentes perspectivas teóricas puede traer falsas conclusiones, muchas veces estamos ante un fenómeno parcialmente gestáltico* (Kuhn, 1989; Lombardi & Pérez Ransanz, 2012). Al interior de la disciplina, la participación de Gould jugó un papel importante al traer de vuelta el elemento embriológico y morfológico en la evolución que había sido ignorado por la MS (Hall, 2003). Algunos afirman que la MS redujo fuertemente la concepción del organismo que había sido relevante en el pensamiento evolutivo en la segunda mitad del S. XIX (Baedke 2019; Gould, 2002; Etxeberría & Umerez, 2006). Luego la recuperación del organismo, y el no rechazo a los resultados generados por la MS condujeron a considerar la *expansión del programa de investigación* (Gould, 2002; Laland *et al.*, 2015).

Simultáneamente en la década de los 60's Lynn Margulis retoma la idea de la simbiogénesis desarrollada previamente por el ruso Konstantin Merezhkovsky, y debate contra la visión genocéntrica y rechaza al individuo como unidad evolutiva y propone al holobionte (conjunto de organismos que comparten un tiempo y espacio) (Guerrero *et al.*, 2013; O'Malley, 2015). La simbiogénesis en particular podría no ser tan compatible con la propuesta organísmica de la Síntesis Evolutiva Extendida (EES por sus siglas en inglés Extended Evolutionary Synthesis). Podemos observar en libros de texto, que cuando se habla de simbiogénesis, se habla mayoritariamente del surgimiento de la mitocondria y el cloroplasto, pero no como una teoría capaz de revelar la evolución biológica ubicuamente, por ejemplo, al hablar de microbiotas o asociaciones entre bacterias, micorrizas y plantas.

Simultáneamente nuevas áreas mostraron su posibilidad de desarrollo con el surgimiento de herramientas de cómputo más potentes en las últimas décadas, éste ha sido el caso de la teoría de sistemas complejos de la física. La cual ha podido generar gran cantidad de modelos que sirven como estudios análogos a

³ Hermann Joseph Muller consideraba que las mutaciones deletéreas en la humanidad podían aumentar en la medida que construyéramos más tecnología (artefactos) ya que esto evitaría la acción de la selección natural en la especie humana. Al ser capaces de lidiar con enfermedades, catástrofes ambientales y suministros de alimentos constantemente (Soulie, 2018).

lo que sucede en el mundo 'real'. Y permiten realizar simulaciones e inferencias de los elementos y variables más esenciales en la organización y evolución de los sistemas (Ma'ayan, 2017).

La segunda mitad del S. XX ha permitido, en gran medida debido a un sistema socioeconómico capitalista voraz, el desarrollo de las tecnociencias a niveles nunca vistos. Esto ha supuesto la generación de nuevos datos que incentivan a la comunidad científica a generar nuevos marcos teóricos que sean capaces de estructurar y explicar tales datos, lo cual conduce a construir nuevos marcos de investigación (Resnik, 2014).

La EES es quizá una respuesta a este contexto que se ha venido gestando desde 1960. Y de las críticas a un marco teórico que parecía no hacer frente a los cuestionamientos de la disciplina biológica (e.i. Gould, 2002; Lewontin, 2000). Lo que observamos actualmente es a un grupo de teóricos científicos(as) interesados(as) en dar un marco teórico amplio que albergue a una constelación de perspectivas embriológicas y ecológicas que han emergido en las últimas décadas con el objetivo de dar cuenta de los últimos datos en biología evolutiva (Laland et al., 2015). La propuesta es en parte consecuencia de la tesis de Gould y Lewontin, a saber, expandir el marco evolutivo actual a través de la recuperación del organismo.

La tesis está dividida en tres capítulos. El primer capítulo tiene tres objetivos: 1. Mostrar a qué nos referimos cuando hablamos de una posición pluralista fuerte, 2. Reconocer las ventajas de un pluralismo epistemológico específicamente teórico y 3. Proponer una pluralidad teórica fuerte dentro de la biología evolutiva, que nos permita evaluar y analizar las consecuencias de la propuesta teórica de la EES. En el segundo capítulo intentaré exponer la diversidad de teorías que están siendo reclutadas por la SEE, así como una breve descripción de la genética de poblaciones, la cual está siendo igualmente integrada. Adicionalmente, expongo tres teorías que se encuentran en una posición más complicada para su inserción dentro de la SEE (simbiogénesis, autoorganización y biosemiótica). Para notar ello, expongo tres nociones claves que demarcan el núcleo duro lakatosiano de la EES; *herencia epigenética (inclusiva)*, *plasticidad fenotípica* y *evolucionabilidad*. La cuestión aquí es notar cuáles son las asunciones de fondo que soportan a dichos esquemas conceptuales y, por qué, al momento de realizar una síntesis, dichas teorías se modifican. Consideremos aquí el argumento de Feyerabend al respecto de que ningún concepto se mantiene invariante en el tiempo si su uso es modificado en la práctica (Feyerabend, 1993). Finalmente, en el capítulo tres, comenzaré haciendo una breve exposición de tres propuestas meta-teóricas de la EES, de los autores más destacados de dicha propuesta: Pigliucci, Niklas y Kutschera, y Laland y colegas (Kutschera & Niklas, 2004; Laland et al., 2015; Pigliucci, 2009). Posteriormente, mostraré cómo las teorías originales quedan modificadas o al menos sus asunciones quedan en entredicho al incorporarse dentro del marco de la EES, y cómo esto, dependiendo de los objetivos de dicho marco, impacta sobre la pluralidad de la biología evolutiva actual, pudiendo minimizarla como pudo haber ocurrido a principios del siglo XX con el auge del

neodarwinismo y del programa de investigación proveniente de dicha corriente de pensamiento científica, la síntesis moderna (Gould, 2002; Sarkar, 2002).

Capítulo 1

2. Pluralismo teórico y su extensión a la biología evolutiva

2.1 Pluralismo epistemológico y científico

El pluralismo teórico en la ciencia acepta y promueve una ciencia con diversidad de teorías y prácticas, o en términos de Hasok Chang ‘sistemas de práctica’, donde éstas pueden coexistir benéficamente a pesar de que sus explicaciones puedan parecer o ser contradictorias y/o con principios dispares (Chang, 2012). Una aceptación y promoción que responde a una *actitud filosófica*, o ‘temperamento’ como le llama William James en *Pragmatismo*, el cual plantea reconocer relaciones y aperturas en términos de relaciones todo-parte⁴ (James, 1907). Luego, al referirme a pluralismo entiéndase *como la posición política y filosófica que implica reconocer que una perspectiva (personal, grupal y conceptual) siempre está limitada a su contexto o marco conceptual, de tal caso que se concede la importancia de la participación de diferentes puntos de vista para la toma de decisiones y reconocimiento de los fenómenos sociales y naturales*. Esta idea llevada al conocimiento de una persona, grupo social o disciplina humana significaría concebirse como una entidad que dice algo de un dominio o parcela del mundo con la que interactúa⁵. Por dar un ejemplo, a primera vista podría parecer que en temas relacionados con la salud humana sólo el enfoque alópata podría funcionar en la mejora de la salud. No obstante, existen otras prácticas humanas como la medicina tradicional basada en plantas, que muestran beneficios para la salud humana⁶, por no mencionar la salud preventiva.

⁴ La defensa de la pluralidad implica una cierta actitud acerca de la humildad y consciencia de nuestra condición limitada de acceso epistemológico a la totalidad de las cosas, sin que ello implique la nula acción o búsqueda de aprendizajes y su desarrollo. Goodman (2012), en William James’s Pluralism, muestra una cita de Kant en la que éste concibe al pluralismo como una ‘forma de pensar’ opuesta al egoísmo que no se toma a sí mismo como la autoridad en la descripción del mundo.

⁵ La necesidad y la importancia de la interacción (agente-objeto) no estrictamente discreta es una dimensión filosófica de gran raigambre. Aquí me avocaré a sostener una visión como la ‘realista kantiana’ de Lombardi y Pérez Ransanz, ‘realismo agencial’ de Karen Barad y el realismo científico de León Olivé (Olivé, 1988; Barad, 1996; Lombardi & Pérez Ransanz, 2012). Los tres modelos me llevan a la noción de una teoría o dimensión mental y conceptual que a su vez transforma e interviene en el mundo que investiga. Dichas autorías son diversas en sus propuestas, y también tienen en común mencionar la importancia de una noción pragmatista de la teoría.

⁶ Analizar las hegemonías epistemológicas al respecto de la salud, no corresponde con el tema de la presente tesis. Pero basta con dar cuenta de que existen sistemas o imágenes hegemónicas de la salud que implican una hegemonía epistemológica que es acompañada de una merma en el desarrollo de otras epistemologías no institucionalmente reconocidas. Para una

El pluralismo científico vendría a ser una propuesta filosófica que podría ser considerada opuesta a las pretensiones monistas y fundamentalistas de la ciencia. Cuando se llega a pensar sólo una explicación del mundo como la más adecuada o fidedigna de éste, no estamos realmente frente a un problema de pérdida de conocimiento, sino cuando no damos espacio en la dinámica a que otras perspectivas surjan⁷. Un tema como la salud humana nos permite capturar en buena medida cómo los conocimientos pueden convivir y no anularse, e incluso cómo puede ser benéfico en el sentido esperado de generar una ‘mejor calidad de vida’ o ‘vida saludable’ para diferentes poblaciones. Si nos centramos en la discusión filosófica y más propiamente en el dominio de la relación teoría-práctica más que en el enfoque de los estudios sociales de la ciencia, *los(as) filósofos(as) de la ciencia pluralistas esgrimen diversos pluralismos que intentan defender la legitimidad de la diversidad en las formas de generar conocimiento.*

De alguna manera, las distintas propuestas pluralistas se atraviesan y forman ciertas relaciones entre ellas, como pueden ser en temas relacionados con la democracia, la pluralidad del universo, de formas de ver el mundo que a su vez se componen de estructuras sociales, las cuales igualmente ponen a prueba las dinámicas científicas y su relación con las personas no dedicadas a la ciencia que además son personas de carne y hueso que habitan en las mismas familias, incluso casas. Por lo que, al describir las distintas formas de pluralismo epistemológico, no se pueden tomar parcelas diferenciadas que no se interrelacionen entre sí y que de alguna manera no sean importantes. Aunque la tesis no se dirigirá a enfoques mucho más sociológicos, en buena medida estos argumentos deben incorporarse o se incorporarán al aspecto teórico, lo cual iremos notando en el transcurso del capítulo.

Si partimos de que la posición pluralista reconoce todas las posiciones que surgen de la actividad humana, y evita cualquier visión que busque homogenizar las experiencias del mundo. De esto se derivan diferentes problemas a resolver por parte del pluralismo epistemológico. Tesis que suelen esgrimirse en favor de una

indagación en el tema recomendando revisar ‘Epistemologías del sur’ de Boaventura de Sousa Santos y Maria Paula Meneses (2014) e ‘Injusticia epistémica’ de Miranda Fricker (2017). Como caso de estudio Sofia Zank y Natalia Hanazaki (2017) realizan una investigación antropológica en Ceará y Sanata Catarina, donde la medicina tradicional y la biomedicina (medicina alópata) conviven en una misma comunidad. Dicha convivencia parece efectiva para el tratamiento de diferentes padecimientos y malestares en las comunidades. Esto pone de relieve un aspecto político y social que, aunque no será tratado a fondo en este texto, se encuentra relacionada con la posibilidad de la coexistencia de conocimientos y la democracia implicada en ello (Harding, 2005).

⁷ Posiblemente esta reflexión nos lleva a la interrelación entre la epistemología y la ética. No forma parte de la presente tesis ahondar en esta discusión. Sin embargo, debo mencionar que la posición pluralista es una dimensión ética-política también. Al respecto de la interrelación entre epistemología y ética, podemos revisar a gran cantidad de autorías en la tradición de la epistemología social, tal como Miranda Fricker, Catherine Z. Elgin, Briana Toole, Philip Kitcher, Helen Longino, entre otros (Elgin, 2017; Fricker, 2017; Kidd, Medina & Pohlhaus, 2017; Kitcher, 2011; Longino, 2002; Toole, 2019).

dimensión que dirime la pluralidad de experiencias que nos dan acceso epistémico, en otras palabras, posibilidades de comprender mejor nuestra experiencia del mundo que habitamos⁸, suelen ser problematizadas por el pluralismo epistémico. Luego, éste matizará las siguientes tesis de corte directa e indirectamente monista y fundamentalista.

1. La idea de que hay una realidad única y fundamental.
2. Que hay hechos absolutos independientes (eventos independientes de la mente del sujeto cognoscente) del sujeto que observa.
3. Que tales hechos se pueden conocer por medio de teorías y, por lo tanto, que las teorías pueden capturar la verdad de los hechos.
4. La vastedad de teorías existentes responde a su incapacidad para describir la realidad fundamental. Realidad que la ciencia podría develar en una teoría fundamental que explique la totalidad de los fenómenos que reconocemos.
5. Las teorías científicas tienen validez universal.

Estas cinco tesis en su conjunto nos comprometen con *visiones monistas, correspondentistas con la verdad y fundamentalistas*. Cuando hablamos de monismo debemos atenernos a su acepción más sencilla, es que una sola explicación es adecuada para la totalidad de los fenómenos. En el caso de las teorías como correspondencia con la verdad, supone que los términos teóricos se relacionan directamente con la experiencia lo que prueba su veracidad. Algunos filósofos antes del giro historicista intentaban resolver el problema del lenguaje teórico a través de reconocer cómo podía este relacionarse con el lenguaje observacional, donde la relación lógica entre ambos garantizaba la adecuación empírica de los términos teóricos. A esta comprensión de las teorías se las conoce como sintéticas y semánticas (Olivé & Pérez Ransanz; 1989). Aunque son útiles, para reconocer la estructura lógica de las teorías, parece ser necesario ampliar más elementos de la teoría, que se relacionan con la acción, esto es con las prácticas, y con lo que filósofos como Norwood Russell Hanson y Helen Longino más recientemente, han denominado ‘carga teórica’ (Hanson, 1985; Longino, 1990). Intentaré esbozar mejor la discusión en lo sucesivo. Por ahora basta con entender que pensar en las teorías como correspondientes con la verdad, implica una suerte de considerar que las teorías hablan de la verdad en sí. Lo que sostendré es que las teorías son herramientas con las cuales interactuamos en el mundo y nos permiten guiarnos en nuestra

⁸ Aquí puede valer la pena pensar en tesis que han tratado de enfatizar como nuestra forma de habitar y teorizar el mundo conduce también a la transformación de nuestro mundo. La propuesta dialéctica de Levins y Lewontin y/o la propuesta antropológica de Tim Ingold y Gisli Palsson son ejemplos de ello (Ingold & Palsson, 2013; Levins & Lewontin, 1985).

comprensión y acción de nuestro habitar en él, y no como definiciones de verdad allá afuera de nuestra existencia humana. Asimismo, las teorías científicas pueden entender como estructuras conceptuales que contienen y generan modelos que permiten la experimentación física y/o computacional. Estos últimos, siendo más o menos precisos en la descripción y estudio de los fenómenos naturales (Olivé, 1988). Esta noción planteada por León Olivé, nos permite reconocer que las teorías no pueden ser evaluadas como verdaderas o falsas, ya que los modelos al interior de una misma teoría pueden tener diferente precisión⁹. El fundamentalismo, por otro lado, supone crear una práctica humana que se base en generar doctrinas que eliminen o eviten la dimensión contextual (histórico y social) de las prácticas y las interpretaciones del mundo.

Estas visiones generan consecuencias indeseables para una posición pluralista: La tesis 1 nos dice que hay ‘una realidad’ en lugar de muchas y ‘fundamental’ en lugar de relativa. Implica una noción de unicidad monista con la verdad externa y posiblemente una asunción de verdad más allá del contexto. Ésta última podría no ser un problema en sí misma, pero aunada a una premisa de unicidad, nos puede conducir eventualmente a una disminución en la consideración epistémica de las experiencias del mundo y, por tanto, de posibles maneras de comprender nuestra existencia humana y el mundo que habitamos. La 2, por su parte, nos compromete con la tesis de una verdad independiente del sujeto, que es nuevamente, una noción correspondentista con la verdad; esto es, la sensación de que nuestra concepción del mundo es igual al mundo en sí. Esto nos deja sin un espacio para reconocer que la diversidad de las concepciones del mundo se debe en gran medida a la diversidad de experiencias y construcciones conceptuales y prácticas humanas. La 3 supone otra noción correspondentista de la teoría, a saber, que los marcos teóricos son espejos lingüísticos que describen el mundo en mayor o menor grado (David, 2022). Mientras mayor sea el grado de correspondencia, mayor es el grado de eficacia de la teoría-práctica (Morrison, 2016). La dificultad para sostener esto es que no hay hasta ahora manera de probar el grado de correspondencia con la verdad fuera de un marco teórico, y ello nos lleva una circularidad argumentativa. Adicionalmente, la posibilidad de construir diversidad de marcos teóricos depende de la consideración de la *subdeterminación de la teoría*. Esto es, que aquello que cuenta como evidencia cuenta como tal a la luz de un enfoque o teoría particular, y la evidencia disponible que sostiene una teoría¹⁰.

⁹ La precisión de los modelos no viene de describir la realidad, sino de su capacidad para intervenir en el mundo y de reconocer ‘potencialidades’ de los fenómenos naturales al permitir la construcción de marcos de experimentación (Olivé, 1988).

¹⁰ Propuestas desde la epistemología social, nos muestran que esto no nos conduce necesariamente a tener menor comprensión sobre nuestra experiencia del mundo, sino que implica realizar estudios acerca de aquello que media entre las teorías y lo que contamos como evidencia. Buscar qué ocurre en este espacio entre teoría y evidencia ha llevado a indagar sobre otros factores que pueden contribuir a nuestra construcción de conocimiento como es la sensibilidad a las normas, las capacidades emocionales y discursivas, la autoridad y confianza de expertos(as) en las disciplinas y demás (Elgin, 2017; Origg, 2015; Potter, 1996).

Lombardi y Pérez Ransanz en su libro *Los múltiples mundos de la ciencia* (2012) muestran que, a partir de la tesis *internalista* kantiana y kuhniana, *el externalismo metafísico*, aquella visión en la que el mundo está ahí y la mirada del sujeto observa e investiga objetos autoidentificantes (fuera de su relación con el observador) y por ende al mundo, es débil o inconsistente. Si bien no puedo resumir aquí el argumento de Lombardi y Ransanz, puedo decir que su visión contiene el componente kuhniano acerca de que toda actividad científica se encuentra en un contexto particular que le permite, a través de una cosmovisión o compromiso metafísico, crear los aparatos teóricos que dan explicación a los fenómenos de estudio. Es decir, el sujeto cognoscente se encuentra en estrecha relación con su construcción de ‘mundo’, y es en ese sentido que las posibilidades de esquemas de pensamiento en la ciencia pueden modificarse, y a su vez modificar al mundo que tales esquemas construyen. Esto es, que no existe tal cosa como que un sujeto científico observa sin ninguna carga teórica de interpretación y que, por tanto, no modifica o interviene en la observación del fenómeno de estudio¹¹. Respecto de esta idea de contextualización, han avanzado muchas más propuestas pluralistas, entre las cuales destacan los pluralismos de Helen Longino (1990) y Carla Fehr (2006). Asimismo, los estudios sociales de la ciencia se han encargado de observar el fenómeno científico como uno anclado a un espacio social diacrónica y sincrónicamente (Barnes, 1985; Hesse, 1985; Bloor, 1985; Knorr, 1991; Latour, 2001).

La implicación de situar a los agentes científicos nos permite reconocer que estos parten de una teoría o visión *a-priori* de interpretación de los fenómenos que da lugar a la creación de otras teorías y posibilidades de hipótesis (Pérez Ransanz, 1999; Toole, 2019). Este razonamiento de tinte realista internalista permite una condición de interactividad entre la teoría y el mundo al que apela.

La crítica al fundamentalismo apunta a que la ciencia no podría alcanzar a generar una teoría fundamentalista universal, que tome las leyes como descripciones que funcionan más allá de un contexto científico e histórico de interpretación. Ya que el contexto sociohistórico desempeña un papel importante en el punto de partida de la observación e interpretación. Así, la empresa de generar una teoría fundamental y universal puede no ser posible debido a las fronteras epistémicas, lingüísticas y socio-contextuales que le enmarcan. En lo respectivo al contexto científico Pérez Ransanz siguiendo a Kuhn muestra que un realismo internalista de corte kantiano puede bien considerar que *la mente y el mundo se hacen conjuntamente* (Pérez Ransanz, 1999; Lombardi & Pérez Ransanz, 2012). Esto supone que la producción de ontologías es consecuente a la práctica científica, sin que esto se interprete como que el mundo está subordinado a las herramientas teóricas y prácticas de la ciencia.

¹¹ Esto luego lleva a otras críticas sobre el relativismo, al considerar que existen sesgos y no tanto contextos de justificación. No obstante, en lo que respecta a la imagen científica tradicional de la ciencia descrita por Olivé, Longino y Donna Haraway notamos que los científicos no son entidades que pueden descorporeizarse y observen desde una objetividad individual (Olivé, 1989; 2000; Longino, 1990; Haraway, 2020). Algo que igualmente fue señalado por Kuhn, al respecto de las comunidades científicas (Kuhn, 1989; Pérez Ransanz, 1999).

La consideración de una pluralidad de ontologías resulta una buena crítica en contra del fundamentalismo. Siguiendo a William James, parecería que el fundamentalismo está sustentado más en una idealización que en una realidad práctica (James, 1907). En cierta medida, se puede suponer *que ningún punto de vista es capaz de dar cuenta de todos los elementos que componen la complejidad de la naturaleza*. En el caso de la ciencia, sus marcos teóricos funcionarían como puntos de observación científica que nos permiten tener diferentes tratamientos y prácticas con el mundo¹². En una línea de discusión más general, la posición acerca de la posibilidad de generar marcos teóricos que den cuenta del todo ha sido mayormente defendida por una visión unificacionista denominada reduccionismo (Hull, 1974; Sarkar, 1998; Pérez Ransanz, 1999). La cual consiste en considerar que las teorías que dan cuenta de fenómenos en niveles de organización inferiores (moléculas y átomos con respecto a células u organismos) son candidatas para universalizarse y dar explicación de los diversos fenómenos naturales. La reducción supone que existe una subordinación explicativa al respecto de los niveles de organización como partículas subatómicas, átomos, moléculas, células, organismos, donde las teorías que dan cuenta de fenómenos en niveles superiores pueden ser absorbidas por una teoría más completa que parta de fenómenos ocurridos en los niveles de organización inferiores (Love, 2018; Sarkar, Love & Wimsatt; 2019). Si no existe una manera de garantizar que lo que dice una teoría es verdad, e históricamente se ha observado que teorías funcionales han probado ser ‘literalmente falsas’, entonces el compromiso con la verdad se desestabiliza (Mitchell, 2003). Asimismo, se ha observado que dos teorías pueden ser científicamente adecuadas y presentar principios contradictorios, lo cual coloca a la ciencia como una empresa que, más que buscar la verdad a través de las teorías, desarrolla herramientas teóricas, metodológicas, sociales y experimentales que nos permiten intervenir el mundo a través de la adecuación empírica¹³, entre otras ‘virtudes de una buena teoría’ (Lombardi & Pérez Ransanz, 2012). Al margen de lo que podemos considerar una buena teoría, es importante reconocer que *el éxito de una teoría puede no estar en su correspondencia con la Verdad*.

Finalmente, la universalización ha sido un tema de discusión posterior al argumento kuhniano acerca del cambio de paradigma, el cual considera como prueba que al cambiar de paradigma la ciencia reconstruye sus esquemas teóricos, lo que ha probado que una teoría considerada universal, al margen de sus fronteras puede perder su estatus epistemológico (Kuhn, 1989; Chang, 2012). Hasok Chang argumenta que, *dado que no es muy posible que encontremos una teoría perfecta que satisfaga todas nuestras necesidades, entonces, tiene sentido mantener múltiples sistemas de prácticas científicas con sus perspectivas teorías* (2012). Este enfoque ya había sido desarrollado previamente por Feyerabend en su *Tratado contra el método* (1993).

¹² Para una indagación sobre la práctica de la ciencia y su transformación de mundos recomiendo revisar ‘Hacia una filosofía de la ciencia centrada en prácticas’ de Martínez y Huang y *Articulating the World* de Joseph Rouse (2011; 2015).

¹³ Van Fraassen define adecuación empírica de una teoría como ‘aquella que tiene al menos un modelo en el cual todos los fenómenos reales encajen’ (1996).

Como podemos notar, las justificaciones de la pluralidad en diferentes aspectos de la generación de conocimiento científico suponen un beneficio para la misma. Hasta este punto he realizado una exposición breve sobre los diferentes argumentos que han desarrollado los pluralismos contra las cinco tesis inicialmente mencionadas.

2.2 Pluralismo teórico

I

Para poder realizar un análisis meta-teórico de la EES, examinaremos las tesis de inconmensurabilidad de Thomas Kuhn, Paul Feyerabend e Imre Lakatos. Kuhn, a partir de sus estudios de la ciencia, contribuye a una perspectiva histórica desde su modelo de dos etapas: 'normal' y 'revolucionaria'. La primera supone una cosmovisión dada por las 'redes léxicas' que componen a las teorías que la comunidad científica pacta. Esto, denominado paradigma, logra especializarse y ganar en adecuación empírica en la medida que la comunidad científica destina recursos a su explotación epistémica. En este momento, se considera que el paradigma vigente se mejora y no es cuestionado. No así para el momento revolucionario, en el cual el cambio de paradigma moviliza a la comunidad científica a un nuevo paradigma que pueda dar cuenta de fenómenos que parecían no explicarse con la teoría previa¹⁴. Esto no supone que el nuevo paradigma sea más explicativo que el anterior, sino que el contexto histórico y social da pie a nuevas necesidades explicativas y el nuevo paradigma responde mejor a dichas problemáticas. Para Kuhn, *los cambios de paradigma representan un cambio en la forma de ver y articular el mundo* (Kuhn, 1989; Pérez Ransanz, 1999; Lombardi & Pérez Ransanz, 2012)

Feyerabend, por otro lado, considera que la imaginación y las diferentes ideas que pueden surgir en la ciencia, pueden ser hipótesis que desarrollar, por tanto, evitar el surgimiento de un paradigma sería viable en el desarrollo científico. Feyerabend considera que la ciencia genera explicaciones con la ayuda de 'contrainducciones', las cuales rompen con el paradigma constantemente. Esto, al parecer, supone que *una ciencia no dogmática, sólo puede existir en la medida que haya tantas ideas como sean posibles, por muy contradictorias que parezcan* (Feyerabend, 1993).

Lakatos, finalmente, nos advierte que la ciencia se desarrolla a partir de programas de investigación. Los cuales dirigen la investigación científica y, por tanto, su dinámica de progreso. Luego, un programa de

¹⁴ Si refinamos el modelo kuhniano con la perspectiva de Olivé, el cambio de paradigma puede ocurrir porque los modelos que estructuran a la teoría no permiten resolver las cuestiones que emergen de la teoría vigente ni los intereses científicos de la época.

investigación queda caracterizado por un 'núcleo duro', el cual no puede ser contrastable empíricamente, rodeado de un 'cinturón protector' de hipótesis auxiliares que dan cuenta de los fenómenos que el programa de investigación busca explicar. Para Lakatos, tales programas de investigación no pueden ser analizados en términos popperianos, a saber, si una evidencia resulta falseada entonces la teoría queda descartada, ya que el núcleo del programa no se sostiene en tal dimensión (empírica), lo cual parece hablar de asunciones de fondo o metafísicas necesarias que articulan el programa de investigación que permite realizar investigaciones exitosamente. Asimismo, la *heurística positiva* dada por las hipótesis auxiliares abre paso a la posibilidad de dar cuenta de diferentes fenómenos (objetivos del programa de investigación) (Lakatos, 1978).

II

Desde una perspectiva pragmatista se considera que una teoría es un conjunto de elementos formales y no formales que permiten la implementación de modelos que se relacionan con las observaciones dadas por la teoría. Dicha teoría estaría constituida, además de los elementos formales meta-matemáticos y matemáticos como en las concepciones sintáctica y semántica, por condiciones adicionales tales como supuestos, propósitos, valores y prácticas que le constituyen (Winther, 2021). Si consideramos que las teorías nos posibilitan el interactuar con el mundo a partir de los elementos antes mencionados, podríamos suponer que una pluralidad teórica consideraría que los componentes de una teoría y sus modelos son diferentes entre teorías. Esto es que sus elementos formales y no formales, como los supuestos, propósitos, valores y prácticas que les sostienen son diferentes entre teorías inconmensurables o parcialmente inconmensurables (Oberheim & Hoyningen-Huene, 2018)

El que la noción de teoría no sea aquella que sólo se sitúa en el orden semántico¹⁵, permite abrir las consideraciones que diferencian a las teorías en sus virtudes epistémicas tales como '*adecuación empírica* (concordancia entre las consecuencias de cada teoría y los resultados de la observación y experimentación), *alcance* (conjunto de aplicaciones que abarca cada teoría), *simplicidad* (capacidad para sistematizar fenómenos diversos con el menor número o complejidad de supuestos), *consistencia* (coherencia lógica tanto interna como con otras teorías aceptadas en el contexto), *fecundidad* (capacidad de cada teoría para descubrir nuevos fenómenos y generar soluciones a problemas distintos de los que originalmente motivaron su construcción)'

¹⁵ Teoría como una gran proposición que es contrastada con el mundo sensible. Y con la cuál queda corroborada.

(Kuhn, 1989; Lombardi & Pérez Ransanz, 2012)¹⁶. Virtudes epistémicas que entran en juego cuando éstas (las teorías) se complementan o rivalizan en la explicación(es) de los fenómenos naturales. Desde el componente semántico se considera que las teorías son inconmensurables en la medida que sus estructuras conceptuales se diferencian entre sí y, por tanto, la partición de la referencia es distinta (Pérez Ransanz, 1999; Winther, 2021). En una consideración más amplia, como la pragmática, también las virtudes epistémicas juegan un papel importante en la diferenciación de teorías y, por tanto, en los resultados e implicaciones prácticas de cada una de éstas (Chang, 2012)¹⁷.

Kuhn menciona cinco valores epistémicos (precisión, coherencia, amplitud, simplicidad, fecundidad) en su obra *La estructura de las revoluciones científicas* (1989). Lo cuales permiten, según Kuhn, reconocer cómo ciertas prácticas y teorías se instancian en una disciplina debido a que dirigen en gran medida la investigación científica (Longino 1990; Echeverría, 1995; Pérez Ransanz, 1999; Chang 2012). Por decir algo, si un valor epistémico importante tomado en cuenta por la comunidad científica es la *simplicidad*, en detrimento de otros valores, entonces la producción o lo que puede surgir de dicha práctica son prácticas que favorezcan la simplicidad de sus resultados (Chang 2012).

Los valores en juego están encarnados en la comunidad epistémica, digamos que las disciplinas o subdisciplinas son en cierta medida lo que hace funcionar a la práctica científica. Los valores como la carga ética en los(as) actores científicos se relacionan íntimamente con las emociones de los sujetos. Y en este sentido se vuelve indispensable considerar que los valores y sus fuerzas emocionales en las personas cuentan en la generación de conocimiento de la disciplina o subdisciplina en cuestión (Pérez Ransanz, 2011; Chang, 2012).

Dado que los valores epistémicos son los criterios que guían a tomar un marco teórico como adecuado, según los intereses de los sujetos científicos, entonces podemos suponer que diferentes marcos teóricos pueden responder a diferentes criterios de científicidad con relación a las diferentes comunidades científicas que existen. Del lado de la discusión ontológica, podríamos pensar que además nuestra relación con el mundo puede ser suficientemente diversa para reconocer diferentes ontologías con relación a nuestros diferentes marcos teóricos. De tal caso que, la sensación de confrontación entre marcos teóricos puede ser menos común y necesaria de lo que se suele pensar.

¹⁶ Desde la perspectiva kuhniana. Porque diferentes autores debaten sobre cuáles serían los valores epistémicos identificables en la ciencia, cómo se mueven en el tiempo y cuáles serían constructivos para la ciencia en un sentido normativo (Longino, 1996).

¹⁷ Chang considera que, dado que cada teoría contiene diferentes 'valores epistémicos', lo que pueden decir y producir en la práctica científica es diferente. Dichos valores, pueden ser piedra angular de aquello que se prefiere desarrollar científicamente en cada contexto (2012).

Una vez llevado el pluralismo a un plano axiológico, podemos decir que en realidad las teorías muchas veces no se traslapan en su posición dentro de las disciplinas y subdisciplinas científicas. Por decir algo, los estudios en genética de poblaciones requieren estadísticos computacionales en tanto valores como simplicidad, ‘claridad’, ‘amplitud’ y demás, que se hallan en relación con dicha teoría. Mientras que los estudios en evolución desde la Biología del desarrollo (Evo-Devo), requieren de actividades mucho más experimentales y programas de simulación, en respuesta a otros valores como ‘fecundidad’, ‘amplitud’, ‘poder explicativo’ más relevantes para dicha teoría y sus prácticas asociadas (Chang, 2012).

La dimensión subjetiva de la teoría es la carga que ésta ya trae de fondo cuando un sujeto científico observa, o mejor dicho cuando la comunidad observa. Esta carga teórica *a priori* en las personas que lleva a observar contextualmente nos muestra que la objetividad del observador no es aquella que se encuentra despojada de su subjetividad/corporeidad. Al respecto, Longino explica que la forma más adecuada de llegar a una objetividad es decir a la neutralización de las interpretaciones posibles, es a través de la noción de intersubjetividad¹⁸. De tal caso que las observaciones garanticen una *racionalidad colectiva*. Para Longino, el éxito de la intersubjetividad, además del diálogo entre diferentes sujetos es la puesta en escena de los valores en juego cuando se trata de interpretar fenómenos (1990). Esto de alguna manera, hace o trae al debate los valores que están en juego en la toma de decisiones y, por tanto, en las justificaciones de tales propuestas. El debate de Longino intenta atravesar dos temas que han sido muy visitados por los filósofos de la ciencia, uno es el problema de la demarcación y otro el de la objetividad. El primero consiste en atender cuando una posible explicación es de orden científico y cuándo no. Al respecto Longino, no entra en ese debate, atajando la idea de que aquello que es ciencia es libre y responde al contexto, así como a la tradición de conocimiento que lo porta. Así su propia delimitación del conocimiento científico es aquel que la misma ciencia construye, dónde ésta puede ser identificada por su tradición de pensamiento, así como por las diferentes disciplinas y subdisciplinas que emergen de la ésta (Longino 1990; Olivé, 2000).

¹⁸ Helen Longino y Miranda Fricker como epistemólogas feministas argumentan que algunos sesgos en la ciencia de índole racista y androcéntrica han sido consecuencia de agendas científicas impulsadas mayoritariamente por hombres de clase socioeconómica alta europeos y estadounidenses. Tal es el caso de estudios sobre la conducta sexo-genérica por causalidad genética y hormonal, la narrativa de la evolución humana en cazadores hombres y mujeres recolectoras, o la idea de IQ superior en europeos frente a afrodescendientes. En respuesta a esto, Longino desde la noción de *intersubjetividad* y Fricker desde *fondo común de interpretación*, intentan argumentar por qué la participación de personas de diferente género, cultura, especialidad, edad, y demás favorece la objetividad y evita los sesgos que pueden darse cuando las investigaciones están dadas por grupos homogéneos que comparten los mismos valores (Longino, 1990; Fricker, 2017).

Un ejemplo que no se relaciona con minorías es el sesgo de la biología lamarckiana en Rusia en la figura de Trofim Lysenko y el programa adaptacionista en estados unidos. Ambos eventos consecuencia de interpretaciones sesgadas por valores homogéneos en cada comunidad en cada nación (Longino, 1990).

Ahora bien, he explicado que un pluralismo epistemológico que considera a las teorías como formadas por estructuras conceptuales y elementos no formales como los supuestos y valores epistémicos puede sostenerse mejor que una interpretación correspondentista de la verdad. También he mostrado que los valores que están en juego dentro y fuera de la ciencia, son aquellos que pueden determinar, desde los sujetos corporeizados, aquello que se considera una buena teoría y que, por tanto, inclinan la balanza hacia ciertas rutas y formas de investigación. Asimismo, los valores epistémicos nos permiten reconocer cuáles son los fines para los cuales es viable una teoría. Ahora bien, quiero indagar un poco más en la idea acerca de los valores.

Siguiendo a Carla Fehr, el *contexto epistémico* es aquel que le da su sentido al marco teórico entendiendo como contexto epistémico al conocimiento de fondo de la disciplina o subdisciplina epistémica que interpreta y ejecuta la teoría a través de modelos (2006). Si bien los modelos pueden acercarse a la función de una teoría, estos suelen ser más bien aplicaciones de la teoría a casos concretos (Morrison, 2016). De ahí que su relación contextual se halla mucho más dependiente de la teoría. No así la teoría, la cual requiere de un contexto epistémico para que pueda ser aplicada (Longino, 1990).

La propuesta de Longino, Keller y Walters, llamada *Pluralist stance* (posición pluralista), menciona que el pluralismo es ante todo una actitud (2006). Es decir, una forma de conducirse como individuos y/o grupos sociales. *Un pluralismo mucho más fuerte, de alguna manera, no se considera opuesto a las propuestas de síntesis o unificación, siempre y cuando éstas no pretendan hegemonizarse.* Es decir, que toda propuesta es bien recibida en tanto no anule otras propuestas que permitan crear diferentes prácticas científicas con diferentes resultados. Esto significa que un *pluralismo teórico mucho más fuerte, no niega la consideración de una síntesis, sino que rechaza a la síntesis solamente en tanto se transforme en la única interpretación y base posible de la construcción teórica en una disciplina científica.*

Siguiendo a Mitchell y Cartwright, las leyes están construidas *ceteris paribus*, es decir, que suponen ciertos parámetros constantes que hacen que tales descripciones funcionen y sean 'literalmente falsas'. Esto es, que son idealizaciones, bajo parámetros concretos. En otras palabras, las teorías y los modelos son concebidos como abstracciones que funcionan en la medida que se establecen principios *ceteris paribus*. Otra forma de concebir este punto es que las teorías y modelos conllevan una parte de idealización, por lo que tomarlas literalmente puede ser equivocado. Si suponemos además que las teorías y leyes buscan cierta generalidad, eso implica que deban contener una cierta idealización, que guarda una relación inversa con la literalidad. La solución de Sandra Mitchell a este problema es la integración de diferentes modelos a modo de complementación, los cuales vendrían a dar una explicación más adecuada a un fenómeno complejo como los que suelen ocurrir en la biología (Cartwright, 1999; Mitchell, 2003). Carla Fehr, en paralelo, considera que el pluralismo de Mitchell es de tinte 'moderado', ya que pretende buscar una explicación más adecuada, lo que bien puede considerarse como una

posición temporalmente plural para concretarse en un monismo explicativo (Fehr, 2006). Tomaré entonces, la ruta de solución de Fehr y Longino para establecer un pluralismo teórico fuerte.

La propuesta de Carla Fehr parece mucho más fuerte que la de Mitchell. Fehr no considera que los modelos deban de unirse o conectarse si no pueden hacerlo. En todo caso, la garantía de eficacia de las teorías y sus modelos radica en que estos segundos pueden ser aplicados a los fenómenos de estudio, permitiéndonos intervenirlos y comprenderlos. Así, estos modelos podrían coexistir en tanto la contribución de cada uno nos permita dar explicación a la complejidad de los fenómenos. Fehr desarrolla su propuesta plural enfocándose en la evolución de la sexualidad (Fehr, 2006). A través de tres modelos explicativos que pertenecen a diferentes contextos epistémicos y que, por tanto, su foco de estudio se diferencia tanto a nivel de organización como en alcance sobre la comprensión de la evolución de la sexualidad. Fehr nos muestra que las explicaciones pueden en ocasiones complementarse o no hacerlo, y ello no disminuye la efectividad de la explicación. El primer modelo utilizado por Fehr es la Red Queen Explanation (RQ), en la cual se considera que la reproducción sexual es consecuencia de la ventaja adaptativa contra los parásitos al fomentar la recombinación de genomas y, por tanto, la generación de nuevas oportunidades inmunitarias. Esta explicación de tipo darwiniano se sitúa a nivel ecológico y, por tanto, requiere de un contexto epistémico ecológico que permita darle su sentido explicativo, a saber, que las interacciones entre especies generan consecuencias evolutivas, tales como la relación huésped-parásito. En cambio, el modelo explicativo Muller Ratcher (MR) se concentra en el dominio poblacional. Éste considera que la reproducción asexual a través de las generaciones puede aumentar las mutaciones negativas de una población a medida que la reproducción asexual se lleva a cabo. En consecuencia, las mutaciones degenerativas aumentan y con ello la población se hace inviable. La reproducción sexual, entonces, generaría un beneficio al restaurar dicha acumulación de mutaciones, ya que ésta permite que los genomas degenerativos no se acumulen por medio de la heterocigosis. Finalmente, el modelo DNA repair considera que la reproducción sexual puede deberse en parte a que la generación de gametos en los organismos sexuales conlleva a una reparación del DNA en la fase meiótica, lo que limita la acumulación de mutaciones y, por tanto, degeneraciones biológicas. Esta última explicación se sitúa a nivel celular. Fehr muestra que estos tres modelos se diferencian en tiempos de aparición en la evolución de la sexualidad y en el nivel de organización en el que operan. Por ejemplo, la condición de DNA repair, requiere que la reproducción sexual, ya sea existente, o al menos incipiente, mientras que la explicación MR ataja la condición de desventaja de la asexualidad y muestra a nivel de población cómo puede tener un efecto positivo la aparición de la sexualidad. RQ, por otro lado, expone un beneficio que puede considerarse a lo largo del tiempo durante toda la aparición de la reproducción sexual. Dichos modelos se ubican en contextos epistémicos diferentes que les confieren su sentido explicativo tal como es la biología celular, ecología y genética de poblaciones (Fehr, 2006).

Aquí cabe señalar que los tres modelos comparten una visión selectiva, lo cual puede llevarnos al mismo problema de la solución de Mitchell, esto es que parten de una misma tradición de pensamiento evolutivo, a saber, la darwiniana. Aquí debemos tener cuidado en dos cosas, en primer lugar, el pensamiento evolutivo en sí implica reconocer la noción de selectividad, lo que se debaten en la biología evolutiva entre los diferentes marcos teóricos es la importancia de la Selección Natural (SN)¹⁹ en la aparición de ciertos caracteres. Ninguno de los tres modelos apela al surgimiento por SN, sino a la ventaja de la reproducción sexual por diferentes vías. Es decir, no comparten como tal el marco darwiniano, sino el marco evolutivo de la biología evolutiva en general. En segundo lugar, lo que cabe destacar de la propuesta de Fehr es la posibilidad de que no haya necesariamente una integración o conciliación entre las explicaciones, siempre y cuando éstas tengan cierta coherencia explicativa con la disciplina en sí. Es decir, una explicación que apele al creacionismo no sería una que vaya acorde con la tradición científica evolutiva.

Fehr considera que, si bien estas explicaciones no se complementan, realizan su función en tanto sus contextos epistémicos y sus consecuencias prácticas son distintas. Fehr muestra que la efectividad de unas explicaciones no se relaciona con la efectividad de otras, sino que cada una se compromete a sí misma, y da su sentido o su fracaso debido al contexto epistémico del cual parte.

En el ejemplo de la reproducción sexual los modelos DNA repair y RQ no pueden complementarse, incluso pueden rechazarse, ya que uno otorga valor al fenómeno meiótico, mientras el otro a una condición ecológica, donde para cada modelo se genera una explicación clave en el origen de la sexualidad. Al respecto Fehr menciona:

El sexo en algunos dominios será explicado por una constelación de explicaciones que incluya RQ y no DNA repair, en otros dominios por una constelación que incluya DNA repair y no RQ, y en otros por una constelación que incluye ambos o, para el caso, ninguno. El hecho de que el sexo pueda dividirse en diferentes dominios que se superponen imperfectamente y requieren diferentes explicaciones es constitutivo del pluralismo explicativo (Fehr, 2006, P. 173).

III

¹⁹ Notaremos a lo largo de la tesis que la noción de Selección Natural se modifica ligeramente, dependiendo el marco teórico. Por ahora, nos basta con comprender su acepción más amplia y base como el aumento en cantidad de individuos con fenotipos que generan mayor supervivencia y procreación con respecto a otros miembros de su misma especie o población. Esta noción, puede ser ampliada incluso a genes, grupos o manadas como es la Selección de grupo o Selección genética (Fisher, 1930; Haldane, 1932; Hamilton, 1963; Gould, 1982; Dawkins, 1990)

Para finalizar y poder delinear bien el paisaje meta-teórico con el que abordaremos los siguientes capítulos, menciono el trabajo de Rachel Laudan al respecto del cambio de paradigma en la tectónica de placas. Para Rachel, el paso de la tectónica de placas a una concepción de una tierra que emerge del mar se dio de tal forma que no puede ser descrito en los términos discontinuos del modelo kuhniano. Sino como un continuo de una concepción que se fue revitalizando y transformando hasta pasar de una concepción donde las irregularidades continentales se concebían como consecuencia de movimientos verticales del fondo marino que se alzan hasta la superficie, a modo de islas volcánicas como las de Hawai y Japón, a un movimiento literalmente horizontal de placas sólidas en un manto magmático (Laudan, 1980). Dicho cambio, no implicó cambios en las leyes fundamentales de la física y, sin embargo, modificó la forma de ver el mundo.

Este caso nos sirve bien para mostrar que la dinámica de cambio de paradigmas, programas de investigación y teorías puede entenderse como una diversidad de formas de cambiar y reconocer el mundo que nos rodea, a través de diferentes estructuras conceptuales. En conclusión, los paradigmas, que son la unidad de análisis más amplia, pueden revolucionarse al estilo kuhniano, pero también de una forma más atemperada. Asimismo, puede haber cambios en la forma de ver el mundo, sin que ello implique un cambio en las leyes fundamentales de las tradiciones científicas, pero que sí implica una serie nueva de observaciones. Los programas de investigación, como categoría inferior, pueden emerger de formas incipientes que van ganando terreno a partir de su heurística positiva y las teorías pueden ser diversas y apelar a diferentes elementos del mundo, así como transformarlo y observarlo a través de los modelos que éstas implementan.

Otra cosa que cabe aclarar es que cuando usamos pluralismo igualmente podemos usarlo en un sentido más descriptivo o en uno más normativo. Lo que propongo aquí es la posibilidad de una posición política y filosófica que devenga en tolerancia y posibilite o no interrumpa la expresión de pluralidad en la ciencia, más específicamente en la biología evolutiva. Para ello debemos hacer notar, como otras autorías han mostrado, que es viable dicha pluralidad y que no debe confundirse con una pluralidad parcial, o sobre la diversidad en torno a un programa de investigación, sino conceder que puede haber incluso diferentes programas de investigación con visiones dispares. Aunque también se puede debatir acerca de los recursos disponibles para realizar investigaciones con presupuestos metafísicos y teóricos dispares, y en un pasado pudo haber sido beneficioso que hubiera un solo programa de investigación a la vez, o un marco teórico a desarrollar a la vez, considero que este no debería ser el caso hoy en día. Debido a la creciente diversidad de experiencias e ideas que emergen en un mundo interrelacionado, entre comunidad, sociedades y culturas. Esto tampoco tiene que ir en detrimento de una ciencia coherente, qué es el temor que luego emerge de pensar que una ciencia con diferentes marcos a desarrollar puede dar una imagen científica fragmentada que da lugar a escepticismos sociales o a comunidades anticientíficas. No obstante, incluso en este punto, es mejor una ciencia abierta a la discusión que una cerrada y

dogmática, una ciencia mucho más cerrada genera también una reacción de rechazo o de escepticismo por parte de la sociedad no científica (Cartwright & Montuschi, 2014; Gundersen & Holst, 2022; Levy, 2019).

Así, la defensa de una pluralidad científica tiene varias aristas que se entretajan. En breve, es adoptar una actitud de humildad, tolerancia y escucha activa a otras perspectivas científicas y no científicas. En un sentido externo es tener la disposición de entrar en diálogo con otras disciplinas y tradiciones epistémicas humanas, esto puede derivar en cosas tales como la transdisciplina, interdisciplina y demás consecuencias de estar en diálogo en una sociedad multicultural y globalizada. En un sentido interno de la ciencia aplicaría tener esta misma actitud entre diferentes marcos teóricos y sus comunidades epistémicas, lo cual tiene como consecuencias la diversidad de enfoques de investigación, metodologías y ontologías reconocidas (Knorr, 1999).

Pluralismo teórico en la biología evolutiva

La biología evolutiva ha pasado por diferentes transformaciones, pero concretamente la biología evolutiva contemporánea se consolidó en el siglo XX a través del marco de la síntesis moderna (SM). La síntesis moderna en su sentido amplio fue la respuesta al aparente debate entre mendelistas y biometristas. Los primeros a favor de una visión de cambio evolutivo mutacionista o más discontinua, y los segundos afines a una perspectiva continuista del cambio, respaldada por la teoría darwiniana (Gould, 2002; Salgado & Arcucci, 2016). Desde la perspectiva pluralista que hemos esgrimido, posiblemente no era necesario dirimir la diferencia entre ambas visiones en especial la discusión en torno a evolución continua o discontinua. Lo que sí parecía relevante a explicar era la naturaleza de la herencia para la teoría darwiniana. El esfuerzo llevado a cabo inicialmente por John Burdon Sanderson Haldane, Sewall Wright y Ronald Fisher y luego concluido por George Gaylord Simpson, Ernst Mayr y Theodosius Dobzhansky, Juan Huxley, entre otros menos representativos, consiguió que ambas visiones se fusionaran en una interpretación más amplia, la cual se volvió hegemónica de la biología evolutiva (Gould, 2002). La síntesis moderna logró gran alcance con la genética de poblaciones, la cual estableció que las frecuencias alélicas reflejaban los mecanismos de evolución de las poblaciones. Esta visión de continuidad estadística llevó a la consolidación de la visión continuista de la evolución, así como a la reducción de la macroevolución a la microevolución. Considerar a la población como la principal unidad evolutiva, también impactó sobre otras posibles interpretaciones que destacaban el papel del organismo, como es el caso de los mecanismos en el desarrollo o la propia teoría original de Darwin. La noción de adaptación en la SM se recogió de la teoría darwiniana, donde se consideró [la adaptación] consecuencia de la presión de la SN actuando a modo de fuerza creativa sobre caracteres beneficiosos. Esto mermó la posibilidad de considerar que algunas características adaptativas pudieran surgir discontinuamente, como consideran otras teorías relacionadas con el desarrollo

embrionario o la simbiogénesis²⁰. Finalmente, otro efecto de la SM fue considerar primordialmente a los seres vivos como agentes pasivos frente al ambiente, lo que dejó de lado la concepción del *organismo agencial* que viene a ser el énfasis de la SEE a través de la teoría de construcción de nicho (NCT por sus siglas en inglés de Niche Construction Theory) y Evo-Devo (Gould, 2002; Rose & Oakley, 2007; Laland *et al.*, 2015; Noble, 2015; Salgado & Arcucci, 2016).

Dos de las consecuencias de la SM en detrimento de la pluralidad, fueron 1) globalizar un marco teórico y 2) establecer relaciones de ‘abajo hacia arriba’ (genes>organismo>especie) que con el tiempo se interpretaron como descripciones reales de la causalidad biológica, abriendo paso a concepciones cada vez más centradas en los genes como unidades evolutivas desprovistas de la importancia evolutiva de otros elementos del organismo (Dawkins, 1990; Gould, 2002).

Ahora bien, ¿qué intenta hacer la EES? Ampliar el marco teórico de la SM para poder albergar las teorías nacientes que dan cuenta de los datos que han sido observados en las últimas décadas y que se contraponen, en ocasiones, a los principios teóricos de la SM (Kutschera & Niklas, 2004; Pigliucci, 2007; Love, 2010; Laland *et al.*, 2015).

¿Qué es lo que puede decir el pluralismo teórico al respecto de un proyecto de síntesis? La síntesis en principio no es plural. Y no lo es en tanto borra los contextos epistémicos que soportan a las teorías que las componen. Una síntesis puede ganar en diferentes valores epistémicos, como puede ser la simplicidad, precisión, alcance y amplitud, no obstante, si dicha síntesis elimina a las teorías de manera independiente y sólo queda como resultado la propuesta sintética, es de esperarse que ciertos recursos epistémicos se pierdan, a saber, las posibilidades explicativas de las teorías independientes (u originales). En ese sentido el pluralismo teórico no se contrapone a una síntesis como a la universalización de cualquier propuesta que reduzca los recursos hermenéuticos epistémicos en una única forma de ver el mundo. Siguiendo a Chang (2012), *no hay buenas razones para pensar que la eliminación de teorías inconmensurables deba depender de su comparación, tanto o más si partimos de que las teorías son estructuras conceptuales taxonómicas no homologables*. Si consideramos que las teorías responden a los intereses epistémicos contextuales, entonces podríamos pensar que las teorías no pueden

²⁰ El equilibrio puntuado puede interpretarse desde cierta arista como una contrapropuesta al cambio gradual, es decir, cambio constante lineal. Desde otro enfoque, no cambia demasiado lo dicho ya por la noción continuista de la teoría sintética, a saber, que el equilibrio puntuado parece sólo agregar la velocidad del cambio a periodos de estasis y puntuados. Estos últimos como cambios estructurales generados en un corto plazo. Podría aventurarme a decir que parte de la disputa puede tener un pasado en el pensamiento denominado ‘saltacionista’. Visión que fue rechazada en su momento, por diferentes causas científicas y contextuales sociales. En los debates actuales algunos evodevistas defienden la posibilidad de cambios rápidos estructurales y macroevolutivos por vías alternas a los cambios microevolutivos, asociado a la biología del desarrollo (Gould, 1989, 2002; Raff, 2000; Ochoa, 2017; Tickle & Urrutia, 2017).

satisfacer los resultados prácticos que generan otras teorías. Es posiblemente la disminución de los valores epistémicos con respecto a las hipótesis de esa teoría lo que también contribuye a su propia eliminación, como ocurre cuando las hipótesis auxiliares intentan salvar un programa de investigación degenerativo.

Puede considerarse que, si a través de la historia la multiplicidad de teorías ha sido una condición más común de lo que se pensaba, entonces, la pluralidad es una expresión de la misma ciencia²¹. Por tanto, disminuir la pluralidad científica es ir quizá en contra de la misma ciencia. Algunos autores han considerado que la unificación marca un objetivo deseable en la ciencia, ya que incrementa su nivel explicativo, ejemplo de ello es la teoría de Darwin (Kitcher, 1981). No obstante, también debemos reconocer que en nuestros tiempos tenemos buenas razones para considerar que la pluralidad también es deseable y que no se antepone a teorías unificadoras, como al hecho de evitar que pueda haber otras visiones, además de aquellas unificadoras o integradoras. Incluso el mismo Darwin consideraba que podía haber otros fenómenos relevantes para la evolución que no eran objetivo de su teoría. Nuevamente de una propuesta unificadora no tiene que seguirse la eliminación de otras posibles perspectivas teóricas. En el campo de investigación, si tales alternativas teóricas son capaces de dar cuenta de fenómenos naturales, no hay razón para eliminarlas o dejar de trabajarlas. Así, lo que vendríamos a evaluar es si la SEE intenta erigirse como un nuevo marco teórico hegemónico, y si ésta busca dirimir la posibilidad de que haya otras propuestas teóricas.

En la visión monista se suele considerar que el aspecto plural teórico que se observa en la ciencia es muestra de una ciencia en proceso de desarrollo hacia una teoría más completa y eficaz, la cual es posible construir en la medida que logremos eliminar la pluralidad teórica. Luego, la relación entre teorías suele considerarse de complementariedad o rivalidad, tipos de relaciones que conllevan a la unificación. No obstante, como hemos dicho, para que ello sea posible, es necesario comprometerse con una visión de la teoría correspondentista de la verdad.

La visión del pluralismo teórico que he elaborado aquí considera que cualquier acción en detrimento de las posibilidades teóricas y su diversidad es perjudicial para la ciencia. Esto supone que, en una disciplina como la biología evolutiva, la conservación de diferentes teorías que den cuenta de diferentes fenómenos es deseable.

Adicionalmente, la 'carga teórica' de observación también determina las rutas de investigación. Si bien una síntesis también puede abrir nuevas rutas de investigación, estas rutas están demarcadas por un único marco de interpretación. Por lo tanto, una propuesta teórica plural en un sentido fuerte considera que si bien puede haber síntesis esto no debe eliminar la posibilidad de que las teorías se desarrollen independientemente a la síntesis, si éstas resultan adecuadas en la descripción e intervención del mundo y sirven a los intereses científicos,

²¹ Esta última conclusión deviene de los trabajos aquí citados, específicamente de los textos de Chang, Fehr, Longino, Pérez Ransanz, Birgandt, Keller, Mitchell y Kuhn.

ya que también forman parte de los recursos hermenéutico-epistemológicos con los que la disciplina cuenta y se desarrolla. Si consideramos que la evolución puede ser diversa en tanto que las especies son diversas, esto apoya el que diferentes teorías empíricamente exitosas podrían ayudar a una mejor comprensión de dicha diversidad biológica.

Capítulo 2

3. Un pasaje por la pluralidad teórica en la biología evolutiva en relación con la actual propuesta de la SEE

3.1 Exposición breve de la síntesis evolutiva extendida

La síntesis evolutiva extendida (EES por sus siglas en inglés *Extended Evolutionary Synthesis*) propuesta formalizada inicialmente por Massimo Pigliucci y Gerd Muller. Establecer históricamente dónde se origina puede ser un debate de historiadores(as), pero para los fines de la presente tesis, basta con reconocer como predecesores relevantes a Conrad Hal Waddington, Stephen J. Gould, Niles Eldredge y Richard Lewontin, a través de su crítica al adaptacionismo generado por la Síntesis Moderna (MS por sus siglas en inglés *Modern Synthesis*) y la demanda a una extensión de la misma que abarcara procesos del desarrollo, fenotípicos y una relación dialéctica entre los organismos y su ambiente (Gould & Lewontin, 1979; Eldrege & Gould, 1997; Lewontin, 2000; Gould, 2002; Pigliucci, 2007; Pigliucci & Müller, 2010). Éste nuevo programa busca la integración de diferentes teorías y modelos evolutivos no incluidos en la MS para dar cuenta de diferentes fenómenos relevantes para la dinámica evolutiva que no eran contemplados o eran relegados a papeles secundarios dentro de la explicación evolutiva hegemónica. Tales elementos teóricos han cobrado forma a partir de nuevos datos que se han ido acumulando desde finales del siglo pasado, así como a través de recuperaciones de propuestas pasadas, como es el trabajo de Waddington (Waddington, 1959, 1961, 1968; Kutschera & Niklas, 2004; Pigliucci, 2009; Pigliucci & Finkelman, 2014; K. N. Laland et al., 2015; Müller, 2017; Fabris, 2018). Ya que la SM descansaba primordialmente en el reduccionismo genético y en la selección natural como fuerza fundamental de cambio, las posibilidades evolutivas creativas de la estructura orgánica (fenotipo y desarrollo) no fueron relevantes para el grueso de las explicaciones evolutivas (Sarkar, 2008; Rice, 2014).

La propuesta de una nueva síntesis por Pigliucci busca dar énfasis a la descentralización y homogenización de las teorías o modelos evolutivos, ampliando el marco teórico de la biología evolutiva (Pigliucci, 2009). A partir de la madurez adquirida por algunas propuestas evolutivas, tales como evo-devo, construcción de nicho, simbiogénesis, selección multinivel o autoorganización, entre otras. Pigliucci y Müller, inicialmente, y posteriormente Kevin Laland, Eva Jablonka, Tobias Uller, Alan Love, Jan Beadke, Susan Oayama, Paul Griffiths, John Odling-Smee, Sonia Sultan y demás autorías se han preguntado si acaso no es necesario ampliar el marco teórico actual, o Teoría Evolutiva Estándar (SET por sus siglas en inglés *Standard Evolutionary Theory*), como le llaman, con la finalidad de albergar teorías con presupuestos diferentes a los que se plantearon en la construcción de la

MS²² (Oyama, Griffiths & Gray, 2001; Love, 2010; Odling-Smee, Laland & Feldman, 2013; Laland *et al.* 2014; Fábregas-Tejeda & Vergara-Silva, 2018). Estos coinciden en que el entendimiento de la evolución hoy en día debería de ser más amplio e incluir otros elementos que permitan ajustar los nuevos datos al programa de investigación actual (Pigliucci, 2009; Laland *et al.*, 2014; Pigliucci & Finkelman, 2014; Laland *et al.*, 2015; Müller, 2017).

La adición de conceptos tales como *causalidad recíproca, desarrollo constructivo, evolucionabilidad, desarrollo sesgado, desarrollo plástico, herencia inclusiva* y demás, generan un campo semántico amplio que puede permitir acercamientos diferentes al fenómeno evolutivo. No obstante, habría que preguntarse qué tan útil es esto para la práctica científica, dado que los presupuestos de las diferentes propuestas no dejan de ser parcialmente inconmesurables (Kuhn, 1989; Pérez-Ransanz, 1999). Lo cual implicaría una modificación de los presupuestos que sostienen a las diferentes teorías. Esto supondría, a su vez, cómo hemos visto que ocurrió con respecto a la MS, una pérdida de los supuestos que sostienen a las teorías²³. En ese sentido, la búsqueda de un nuevo marco teórico que sostenga a la nueva EES, idealmente tendría que sostener a las diferentes teorías que se pretenden integrar, sin sacrificar la capacidad explicativa de éstas (Laland *et al.*, 2014). Si bien es claro que al hablar de un marco teórico sintético se trata de un tipo de unificación, el pluralismo teórico que los defensores de la EES desean instaurar es aquel en el que diversas teorías no incorporadas en la SET formen parte de las herramientas teóricas con las que cuenta la biología evolutiva. *En otras palabras, la EES puede leerse como un tipo de síntesis menos rígida que la anterior.* Entendido así pluralidad e integración, podría suponerse pensar que la EES no es un marco pluralista. Si bien la noción de pluralidad puede percibirse como una propuesta que podría

²² Desde la perspectiva de la SEE la denominación de Teoría Evolutiva Estándar es más adecuada ya que refiere a toda la tradición y el estado actual del programa de investigación generado por la Síntesis Moderna entre los 30's y 50's del siglo pasado. La denominación de la SM, por otro lado, se refiere a el momento histórico en el cual se fundó el programa de investigación evolutivo hegemónico actual (Fábregas-Tejeda & Vergara-Silva, 2018).

²³ Sarkar y Gould explican como la construcción de la MS se siguió de la controversia entre biometristas y mendelistas. En dónde ambas posiciones y sus presupuestos fueron cambiados para poder ser conjuntadas en la llamada MS. Para Sarkar la síntesis fue en gran medida una reducción del biometrismo al mendelismo a través del uso de estadísticos por Haldane. Gould por otro lado, llama a este episodio 'constricción', para apuntar a la merma de las diferentes teorías no-darwinianas y la creación de un programa de investigación que elimina los presupuestos evolutivos de las teorías alternativas. Las cuales resultaron anuladas, como es el caso del saltacionismo, o integradas en posiciones menos relevantes como el desarrollo embrionario. Ya Feyerabend y Kuhn, hablan al respecto de la pérdida de elementos explicativos cuando se pasa de un paradigma a otro. Del mismo modo, Chang considera que la pérdida de autonomía de las teorías lleva como consecuencia la pérdida de marcos explicativos al ser éstas despojadas de sus presupuestos en las teorías sucesoras o rivales (Pérez-Ransanz, 1999; Sarkar, 2002; Chang, 2012; Beatty, 2019).

beneficiar a la biología evolutiva, dicha posición no queda esclarecida ni delimitada en los textos de la SEE²⁴. Es importante considerar que, al hablar de pluralismo, nos referimos en primer lugar a una ‘actitud’, la cual tiene como consecuencia la promoción de una diversidad de prácticas científicas ¿Cómo podrían generarse e incorporarse diferentes teorías, modelos y conceptos con diferentes supuestos teóricos y vinculados a distintas prácticas, que den lugar a un pluralismo científico en la biología evolutiva? (Chang, 2012; Goodman, 2012).

La EES se ha enriquecido por medio de diferentes modelos y datos experimentales, que sus exponentes han utilizado para cuestionar la visión estándar de la biología evolutiva. Tales datos han provenido de diferentes modelos de estudio: matemáticos y computacionales, como son los aportados por el campo de la autoorganización desde la teoría de sistemas complejos; experimentales con genes Hox dentro de la propuesta de evo-devo; comparativos en los estudios muestrales de microbiota intestinal (simbiogénesis); ecológicos y de campo en el estudio de la sucesión ecológica, entre otros más (Kutschera & Niklas, 2004; Dauscher & Uthmann, 2005; Pigliucci, 2009; Olf *et al.*, 2009; O’Brien & Laland, 2011; Petrovskii & Petrovskaya, 2012; Pigliucci & Finkelman, 2014; Scott-Phillips *et al.*, 2014; Gilbert *et al.*, 2015; Laland *et al.*, 2015; Glancy *et al.*, 2016; Morris & Baladandayuthapani, 2017; Müller, 2017; San Roman & Wagner, 2018; Payne & Wagner, 2019). Todos ellos, en combinación con los conceptos evolutivos de la EES, alcanza una capacidad explicativa que aparentemente la SET no abarca. Este punto se vuelve central para la propuesta del nuevo programa evolutivo, ya que, al apoyarse en distintas evidencias, permite posicionarse contra los/las opositores(as) de la SEE (Love, 2010; Jablonka & Lamb, 2004; Laland *et al.*, 2014; Laubichler & Renn, 2015; Müller, 2017). De ahí que comúnmente las diferentes publicaciones de los/las defensores(as) de la SEE incluyan un apartado específicamente dedicado a los/las opositores(as) de esta propuesta, donde, a partir de la ejemplificación de datos empíricos, enfatizan la necesidad de ampliar el marco conceptual y teórico de la SET. Así, el objetivo de la presente tesis será analizar la propuesta teórica de la EES, desde una perspectiva pluralista, con la intención de dilucidar si ésta promueve la pluralidad teórica y cuáles serán sus efectos sobre la diversidad teórica actual. Si bien, esta tesis no pretende realizar una propuesta metodológica acerca de cómo generar una pluralidad en la biología evolutiva, sí defiende la postura de que una biología plural sería beneficiosa para la disciplina y que la reducción de esa diversidad puede ser pernicioso para la misma.

²⁴ Veremos más adelante que en ocasiones quienes defiende la EES, consideran que dicha propuesta tiene un aspecto plural, y más que ser una síntesis en el mismo sentido que la SM, es una propuesta integradora que toma como eje al organismo. Intentaré mostrar que a la luz de lo que he desarrollado como pluralismo teórico fuerte, no puede ser el caso llamarle pluralidad a un intento de hegemonización en principio, independientemente de que la estructura meta-teórica pretenda no dar ejes muy claros de unificación. De cualquier manera, tampoco es el caso que no haya ejes de síntesis, ya que como nos ha mostrado Lakatos, los programas de investigación están compuesto de núcleos duros y un cinturón protector, es decir, de asunciones compartidas (Lakatos, 1978; Longino, 1990). La EES no parece estar fuera del modelo lakatosiano cuando asume algunos principios nucleares tales como agencialidad, evolucionabilidad, plasticidad fenotípica y organismo.

A continuación, expondré las diferentes teorías y/o marcos explicativos que están siendo integradas en la EES, tres conceptos que forman parte integral de la relación entre tales teorías; *plasticidad fenotípica*, *herencia epigenética* y *evolucionabilidad*, y finalmente tres teorías que no se encuentran propiamente integradas a la EES; simbiogénesis, autoorganización y biosemiótica, pero que forman parte de la diversidad teórica actual de la biología evolutiva. Veremos también que dichas propuestas de manera independiente también buscan erigirse como programas de investigación y el cambio de perspectiva que esto genera, tomando como ejemplo el *desequilibrio de ligadura*. La exposición pretende localizar los presupuestos que sostienen a dichos marcos, para lograr una comparación acerca de la consistencia que puede haber dentro de la SEE, así como hacia el exterior de dicha propuesta.

3.2 Exposición y análisis de las principales teorías evolutivas contemporáneas en relación con la Síntesis Extendida Evolutiva

3.2.1 Genética de poblaciones

I

La genética de poblaciones es una teoría que parte del supuesto de que los cambios a nivel de poblaciones son el resultado de cambios estructurales y funcionales en el acervo genético, de lo cual se desprende la hipótesis de trabajo: si se rastrean los alelos (variantes genéticas) de las poblaciones y el cambio de éstas en el tiempo, entonces se puede reconocer el cambio evolutivo en los organismos; esto es, se obtiene el estudio del ‘tiempo profundo’ de las especies. La genética de poblaciones utiliza como modelo operativo la diploidía de la mayoría de los animales (dos juegos de cromosomas). Lo cual queda reforzado por la noción de reproducción sexual, donde cada progenitor contribuirá en un 50% al acervo genético de su descendencia. De esta manera, la herencia²⁵ está dada por dicha condición y la medición en la frecuencia de aparición de los alelos en la población mostrará los cambios que tienen o han tenido lugar en las especies²⁶ y poblaciones (Charlesworth & Charlesworth, 2017).

²⁵ Al respecto de cómo se comprende la herencia en términos de la genética mendeliana, se puede consultar la introducción de la presente tesis o el artículo de Sarkar *Evolutionary Theory in the 1920: The nature of the ‘synthesis’* (2002). Pero basta con reconocer que ésta corre por la línea germinal.

²⁶ La genética de poblaciones da por hecho que dichos conceptos apelan a fenómenos naturales, aunque algunas críticas, particularmente desde el flanco de la autoorganización y evo-devo, niegan que la deriva génica tenga un sustento empírico (Richardson, 2001).

La razón de cambio de las frecuencias alélicas se atribuye principalmente a cuatro procesos entendidos como fuerzas o factores promotores de evolución: selección natural, deriva génica, migración y mutación (Hofer, Foll, & Excoffier, 2012; Chen, 2015; Lynch et al., 2016; Charlesworth & Charlesworth, 2017). La presencia de la selección natural se infiere si alguna de las frecuencias alélicas en la población comienza a aumentar constantemente, lo que supone que dicho carácter está bajo presión selectiva positiva²⁷ (Baines et al., 2004; Booker *et al.*, 2017). La deriva génica es inferida a partir de un aumento rápido en las frecuencias alélicas de una población, si el tamaño de ésta última es pequeño se considera que la deriva génica se hace/hizo presente. Dentro del esquema de la SET, la deriva génica pasa a ser un fenómeno considerado opuesto de la SN. En modelos computacionales se efectúan análisis y se analizan hipótesis en los que se obtienen relaciones en donde se observa que, a menor número de individuos, las diferentes frecuencias alélicas se pierden, fijándose rápidamente pocos alelos (Figura 1). Mientras que a mayor número de individuos las diferencias alélicas se mantienen en el tiempo, mostrando así que la SN puede proveer la misma diversidad de la que ella -la SN- necesita para operar de modo creativo. El fenómeno natural quedaría descrito de la siguiente forma; *las poblaciones pequeñas son susceptibles a cambiar en el tiempo por razones azarosas, pero si estas son diversas la SN puede operar y la mayoría de las frecuencias se mantienen en el tiempo* (Wright, 1982; Star & Spencer, 2013; Charlesworth & Charlesworth, 2017).

²⁷ En la llamada 'teoría sintética' se pueden reconocer estas dos acepciones al menos de la selección natural; la positiva y la negativa; la primera supone que dentro de una población una variable fenotípica aumenta la supervivencia y descendencia de los organismos que portan dicho fenotipo, lo que ocasiona que estos generen mayor descendencia en la siguiente generación y, por tanto, que el cambio en la población se genere debido a dicha variante. Y la segunda, por otro lado, refiere a la eliminación de un organismo o población por su incapacidad para mantenerse en un ambiente dada su falta de adecuación, por lo que dicha variante queda extinta y/o eliminada (Noble, 2011, 2015). Al respecto de la noción de eliminación que le otorga Evo-Devo, detecto una distinción. En este marco teórico la SN es entendida como una limitación a las fuerzas internas de mantenerse en el ambiente debido a la falta de condiciones históricas y físico-químicas. Es decir, la noción de la SN desde Evo-Devo podría parecerse a la SN negativa de la teoría sintética, no obstante, la primera está asociada a eliminadora de posibilidades, mientras que la segunda es eliminadora de organismos completos o desarrollados.

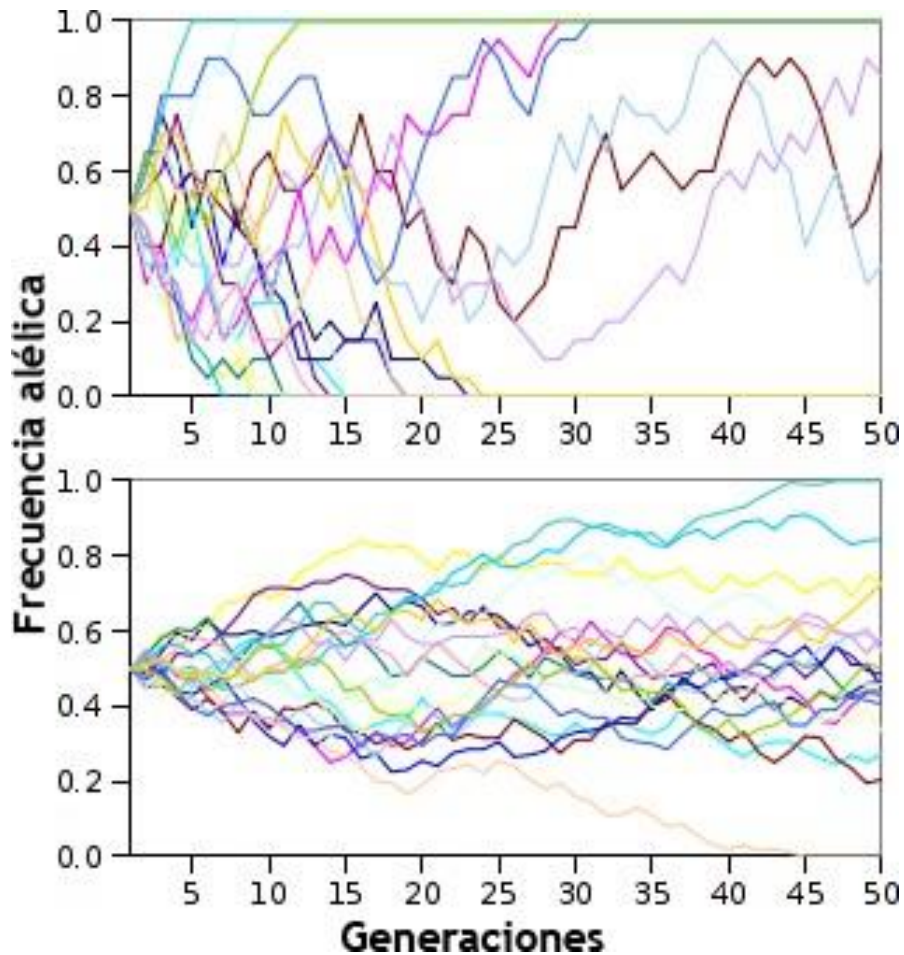


Figura 1. Gráficas resultantes de los modelos de Haldane al respecto de la deriva génica. Arriba tenemos el efecto de una población pequeña. Lo cual ocasiona que las frecuencias sean eliminadas aleatoriamente y se pierdan más rápidamente en el tiempo. Es como si el sistema perdiera resiliencia. En cambio, en la gráfica inferior podemos observar que las frecuencias de alelos en las poblaciones se mantienen cercanas al equilibrio cuando las poblaciones son de una mayor cantidad de individuos (obtenido septiembre del 2021 de <https://www.ck12.org/biology/genetic-drift/lesson/population-size-and-genetic-drift-advanced-bio-adv/>)

La migración se reconoce como la introducción de nuevos alelos a una población (Star & Spencer, 2013; Ellstrand & Rieseberg, 2016; Charlesworth & Charlesworth, 2017). Y, finalmente, la mutación, modifica débilmente las frecuencias, pero es capaz de generar nuevos alelos (Loewe & Hill, 2010; Charlesworth & Charlesworth, 2017)²⁸. La genética de poblaciones muchas veces puede plantearse como una teoría que alberga, o ha incorporado, otras teorías, como es el caso de la teoría neutral de Kimura y Ohta, la cual generó un re-ajuste en la comprensión de

²⁸ Este fenómeno parte del supuesto de que la posibilidad de que una mutación sea reversible es 1:9 menor que la posibilidad de que sea neutra. Esto puede ser también reflejo de un mendelismo cooptado. Para Chang la cooptación es un tipo de interacción entre sistemas de práctica científica en donde parte del contenido de un esquema teórico-práctico puede ser re-adaptado por otro. De alguna manera, ayudándose mutuamente entre sistemas de práctica científica.

las fuerzas previamente mencionadas. La teoría neutral reconoció que la mayoría de las mutaciones no eran benéficas para la población y que, de hecho, no se encontraban bajo la influencia de la SN (Kimura, 1991; Yoder *et al.* 2018). Esto supuso que parte de la construcción genómica de las especies no fuera considerada adaptativa. Más aún, que la adecuación de las especies podía verse mermada con una tasa de mutación neutral que es capaz de acumular mutaciones perjudiciales sin la influencia de la SN, tal que podrían llevar a la extinción de las especies. Esto no sucede debido a que la teoría neutral considera que las adaptaciones generadas por la SN, permite la supervivencia de las especies, no obstante, la deriva génica resulta igualmente influyente si suponemos que hay tasas de mutación fijas. Éstas al ser rastreadas permiten hacer cálculos sobre el tiempo de ancestría común (MCRA por sus siglas en inglés *Most Recent Common Ancestor*) en poblaciones efectivas²⁹. De este tipo de modelo se ha podido generar la teoría de la coalescencia que permite que mejora el cálculo del reloj molecular. (Kimura, 1991; Loewe & Hill, 2010; Charlesworth & Charlesworth, 2017; Yoder *et al.* 2018).

El cuerpo teórico de la genética de poblaciones supone que los organismos están en constante cambio, y que este cambio se ve influido por las cuatro fuerzas anteriormente nombradas, y que esto se puede detectar a partir de medir las frecuencias alélicas para poblaciones diploides y haploides. Para lograr esto se propone un modelo de hipótesis nula³⁰, conocido como equilibrio de Hardy-Weinberg, el cual describe un modelo ideal en el que las fuerzas evolutivas están ausentes y, por tanto, la evolución no se lleva a cabo. De tal caso que, si alguna de las cuatro fuerzas anteriormente descritas estuviese sucediendo, la ecuación revelaría la falta de equilibrio y, de ello, se puede inferir, primero que hay una fuerza, y segundo, cuál de las cuatro es (Smouse, 1990; Hofer *et al.*, 2012; Chen, 2015; Lynch *et al.*, 2016; Charlesworth & Charlesworth, 2017).

II

En enero de 1968 los estudiosos de la genética de poblaciones PGG (del inglés *Population Genetics Group*) realizaron una reunión para debatir los problemas y cuestiones de dicha comunidad. Ésta, según relatan Charlesworth & Charlesworth en su artículo *Population Genetics from 1966 to 2016* (2017), muestra dos escuelas

²⁹ Las poblaciones efectivas son una noción introducida por Sewall Wright para calcular el cambio de las frecuencias alélicas. Las poblaciones efectivas son poblaciones idealizadas (tamaño constante de la población, apareamiento aleatorio, etc.) (Wright, 1892).

³⁰ Una hipótesis nula, sirve como parámetro para probar si lo que se espera que suceda sea rechazado o aceptado. Normalmente la hipótesis nula pretende ser rechazada ya que ésta suele suponer una premisa de no cambio o diferencia entre los grupos a comparar.

en contraposición: aquella heredera de la visión de Fisher y Ford donde los organismos existentes son el resultado de la acción de la SN, y aquellos con la visión de Wright, dónde la deriva génica, selección y mutaciones inciden de igual manera en la evolución y generación de nuevas especies³¹.

Si tomamos el primer supuesto de que el cambio en las frecuencias alélicas puede la mayoría de las veces no generar un cambio significativo en el fenotipo y, por tanto, tener la oportunidad de fijarse o más allá del genotipo, entonces la SN no puede aumentar dicha variación. Y estas pareciera estar mucho más de lo que se pensaba. Ello sugiere que una gran cantidad del genoma que no viene de un proceso de selección sino de tasas de mutación que tienen las secuencias. El cambio, según Kimura, radicaba en fortalecer la importancia de la deriva génica, ya que ese genoma neutral posiblemente se ha mantenido en el tiempo debido a fenómenos al azar que explica la deriva génica como los modelos de *error de muestreo*: cuello de botella y el efecto fundador. Entendida de esta manera, podemos notar la importancia de la deriva génica detrás de estudios como es el cuello de botella en los humanos modernos *Homo sapiens* hace 70'000 años desde teorías como la de *la catástrofe de Toba* (Osipov, Stenchikov, & Tsigaridis, 2021).

Sin embargo, dado que hablamos de la genética de poblaciones como una teoría compleja al interior del programa de la SM, podemos reconocer una visión unificadora en dicho programa. De acuerdo con Singh & Singh (2018), ésta suele denominarse 'neodarwinista', e implica considerar que:

1. Las variaciones fenotípicas de importancia surgen de mutaciones genéticas que ocurren a tasa bajas independientes de la fuerza y dirección de la SN
2. La mayoría de las mutaciones ventajosas muestran pequeños efectos fenotípicos que pueden ser seleccionados progresivamente
3. La herencia es de naturaleza genética
4. La SN es la única fuerza que explica las adaptaciones

³¹ Como dato curioso encontramos esta cita en el mismo artículo.

'El tono de esta controversia "neutralista / seleccionista" fue capturado en la reunión de diciembre de 1971 del PGG en Bangor, alojado por John Harper (este fue el primer PGG al que asistieron los autores). La primera sesión fue un domingo por la mañana lluviosa; John entró con una expresión lúgubre en su rostro, y anunció que la población local galés desaprobaba fuertemente las violaciones al Sabbath. La audiencia asumió que se iba a cancelar la sesión, pero se quedó para decir que sus sentimientos serían aliviados por el sermón que estaba a punto de ser pronunciado por el evangelista estadounidense visitante, Dr. Richard C. Lewontin, el cual luego apareció en la habitación. El "sermón" de Dick comenzó diciendo que "Nuestro campo está dividido en dos sectas en guerra. Estos son los adherentes a la epístola de San Sewall a los japoneses, que creen que la raza no es el más veloz ni la batalla del más fuerte ... sino el tiempo y al azar les ocurre a todos, y los seguidores de San Ronald, que creen que muchos son llamados, pero pocos son escogidos.'" (Charlesworth & Charlesworth, 2017)

5. Las variaciones que surgen a nivel microevolutivo dan como resultado a largo plazo los eventos macroevolutivos.

Como veremos, todos esos puntos, serán cuestionados por la EES, lo cual responde a cuestionar el corazón de la SM/SET (Ruíz & Ayala, 2008; Bateson, 2014). Dejo la pregunta de si estamos realmente frente a una extensión de la SET, si las asunciones de fondo son cuestionadas e incluso reinventadas ¿Hasta qué punto un programa de investigación se puede transformar y se puede seguir hablando de ciencia normal y no de ciencia extraordinaria? O si hay inconmesurabilidad parcial ¿cuál es su impacto en la disciplina? Y en el aspecto normativo ¿es deseable este cambio meta-teórico para la Biología evolutiva?

La genética de poblaciones, según Charlesworth & Charlesworth (2017), tiene hoy día tres áreas de estudio: 1. Teoría de juegos y selección de grupo, 2. Sistemas de apareamientos entre especies o subespecies, y 3. Diversificación por medio de la selección de la hembra sobre sistemas de apareamiento. Esto nos debería de conducir a pensar que un programa de investigación como la SET es aún capaz de generar líneas de investigación y/o teorías; fecundidad en un sentido kunhiano o programa progresivo bajo el enfoque lakatosiano. A través de una dinámica de oposición y complementariedad entre causas azarosas y SN creativa.

Es interesante notar que aquellos casos fallidos de explicación como la hibridación, fueron o han sido tratados de explicar a partir de nuevas hipótesis auxiliares. Lo cual nos muestra la plasticidad de los programas de investigación con gran alcance como la SM, hoy SET. Ésta considera que la unión de más alelos en un organismo aumenta la adecuación biológica al generar nuevas posibilidades fenotípicas. Dado que a mayor cantidad de alelos puede haber diferentes interacciones genéticas (Barton, 2001; Arnold, 2004; Schwenk *et al.*, 2008; Yakimowski & Rieseberg, 2014; Nieto Feliner *et al.*, 2017; Mitchell *et al.*, 2019). Una síntesis extendida de la SET podría implicar que la hibridación es una hipótesis auxiliar que aumenta la 'heurística positiva' del programa en términos lakatosianos. Ya que la hibridación permitiría evitar los efectos deletéreos del desequilibrio de ligadura³², así como la disminución en la diversidad entre poblaciones por migración y competencia intra-específica. Primero porque aumenta la cantidad genoma disponible entre poblaciones en contra de la cladogénesis, y segundo, porque disminuye la competencia por el mismo nicho. Los híbridos, de acuerdo con la SET, serían oportunidades 'raras', pero potencialmente evolutivas.

3.2.2 *Evo-devo*

³² Esto es que dos alelos al estar muy próximos se heredan en conjunto. Si esto ocurre más del 50% de las veces, se considera que hay un efecto de desequilibrio de ligadura. Este fenómeno, se considera negativo para la evolución en el plano de la genética de poblaciones, ya que impide la recombinación y, por tanto, la diversificación de los caracteres.

La biología evolutiva del desarrollo o evo-devo es la propuesta evolutiva que se centra en los cambios estructurales de los seres vivos a lo largo de la evolución a partir de las modificaciones ocurridas en el desarrollo embrionario. Quienes defiende a evo-devo suponen que los procesos ocurridos en el desarrollo pueden tener grandes implicaciones en la estructuración de los seres vivos y la funcionalidad de sus partes, ya que el desarrollo embrionario es en principio el momento en el que las diferenciaciones celulares tienen lugar y, por tanto, cuando se demarcan sus funciones y posiciones dentro del organismo vivo (Hall, 2003; Sommer, 2009; He, Berg, Li; Tarasov, 2019; Newman, 2022).

Evo-devo, es una propuesta teórica que se expone como una propuesta capaz de generar un programa de investigación que puede reclutar a diferentes perspectivas y teorías que sean capaces de dar cuenta de fenómenos que desde la genética de poblaciones parecen no resolverse. De hecho, se puede afirmar que es evo-devo el principal actor teórico de la EES (Hall, 2003; Newman, 2003; Sommer, 2009; He, Berg, Li, Tarasov, 2019).

Diferentes estudios al respecto de la morfología de los organismos y su variabilidad se habían mostrado ya para finales del siglo XIX. Dichas visiones no habían adquirido una cohesión tal que permitiera decir que había una teoría del desarrollo para ese momento. Sin embargo, es con los estudios de Haeckel que se puede encontrar el primer acercamiento en construir un aparato teórico capaz de dar cuenta de las diferencias morfológicas en la evolución y el desarrollo. Bajo la noción de ‘alometría’ Haeckel consideró que las especies tienen cambios en la proporción de las partes en sí mismas y en relación con otras partes del cuerpo como consecuencia de cambios en el desarrollo. El enfoque embriológico y morfológico en la evolución puede rastrearse a más de un siglo, sin embargo, la versión que conocemos hoy en día proviene de dos eventos: 1. La recuperación de la noción de ‘heterocronía’ por Stephen J. Gould y 2. La detección de los *genes Hox* en la mosca *Drosophila* por Edward Lewis, Christiane Nüsslein y Eric Weischaus alrededor de 1970 (Love & Raff, 2003; Beadke, 2019). Algunos(as) consideran que para que evo-devo pueda ser considerada un nuevo programa de investigación, ésta debe observarse desde este trazo histórico, y no reducirle a la genética del desarrollo de los genes Hox. Si bien, evo-devo se ha fortalecido y ha ganado lugar en el mundo científico biológico, en gran parte por diferentes experimentos genéticos y moleculares que la respaldan, esto parece vincularla a una reducción genética, y a su vez a perder su capacidad explicativa que despliega a nivel fenotípico. Desde esta perspectiva se considera que, si bien la genética debe formar parte de ésta y, la genética de poblaciones puede ayudar en reconocer patrones de dispersión y demás en los alelos, la gran cantidad de los fenómenos evolutivos re-caen en el organismo. Por lo que estudiar los mecanismos del desarrollo, así como la participación de la plasticidad fenotípica es central para comprender *el origen de la variación* (Goodman & Coughlin, 2000; Hall, 2003; Laland *et al.*, 2015; Tickle & Urrutia, 2017).

Para Brian Hall (2003) Los niveles superiores a la genética intervienen en la evolución y el origen de la variación fenotípica, y es evo-devo quien provee las herramientas teóricas capaces de dar cuenta de tales procesos.

Una muestra de mecanismos de desarrollo evolutivos en varios niveles de la jerarquía biológica

Nivel de organización	Mecanismos
Gen	Regulación, redes, interacciones, tamaño del genoma, procesos epigenéticos (metilación, impronta, inactivación de cromosomas).
Célula	División, migración, condensación, diferenciación, interacción, modelado, morfogénesis, inducción embrionaria.
Tejido y órganos	Modularidad, segmentación, inducciones embrionarias, interacciones epitelio-mesenquimales, crecimiento.
Organismo	Remodelado ontogenético, asimilación genética, plasticidad fenotípica, polimorfismo, morfología funcional.

a) Mecanismos de desarrollo evolutivo como heterocronía y heterotopía abarcan todos los niveles (Hall, 2003).

Heterocronía se entiende como los cambios en los ritmos del desarrollo, y heterotopía como los cambios espaciales en los caracteres. Ambos conceptos asociados a *mecanismos evolutivos del desarrollo* modifican la morfología de las especies. Con el avance computacional en estudios alométricos se pueden los cambios morfológicos en el tiempo. Mucha de la nueva evidencia ha permitido que la evo-devo sea capaz de dar explicaciones a problemas que la SET genera, como es el origen de la variación por azar³³ (Goodman & Coughlin, 2000; Hall, 2003; Laland *et al.*, 2015; Tickle & Urrutia, 2017). La propuesta de síntesis de la evo-devo toma en cuenta diferentes disciplinas y sus contribuciones en el marco de la biología del desarrollo, por ejemplo, la paleontología podría reconocer tanto fenotipos altamente conservados como cambios estructurales y derivaciones de procesos a gran escala (Haug & Haug, 2017).

Luego, desde la perspectiva de evo-devo los cambios macroevolutivos corresponden a fenómenos diferentes que a aquellos de menor escala (microevolutivos). La ecología y fisiología podrían insertarse a través de estudiar las relaciones de plasticidad que permiten a los organismos adaptarse a nuevos medios. De esta

³³ El azar puede ser concebido como ontológico o epistémico. Decir que éste es ontológico muchas veces refiere a que el sujeto considera que el azar es una propiedad del universo. Mientras que el epistemológico consideraría que lo que percibimos como azar es la falta de comprensión causal de los fenómenos (Heams, 2014). Este concepto sería interesante estudiarlo en torno al cambio de agencialidad y pasividad de la disputa entre la SET y la EES. Para partidarios(as) de evo-devo la SET, no explica el origen de la variación al decir que ésta surge por azar.

manera se podrían dar explicaciones a los fenómenos microevolutivos también. La mayor crítica de los/las evodevistas a la teoría darwiniana, y no sólo a la perspectiva neodarwiniana, es el carácter de organismos desarrollados con la que trabajan tales propuestas, y la relación de sus fenotipos con el ambiente en un sistema de selección sobre una variación ya dada, y no tanto como la posibilidad del organismo de ‘adaptarse’ por mecanismos fisiológicos y de desarrollo al ambiente. Esta diferencia en la concepción de la evolución hace que la evo-devo pueda complementarse con la visión ecológica y fisiológica que desde la MS fueron perspectivas relegadas a explicaciones de aclimatización, más que evolutivas³⁴ (Goodman & Coughlin, 2000; Raff, 2000; Hall, 2003; Love & Raff, 2003; Laland *et al.*, 2015; Nuño de la Rosa & Müller, 2021; Tickle & Urrutia, 2017).

La filogenética, por otra parte, había ofrecido el concepto de *homoplasia* para aquellos rasgos de origen diferente, pero con evolución similar por paralelismo. Desde la evo-devo este es un caso de estudio que muestra la relación organismo-ambiente, y forma parte de un proceso evolutivo, el cual tiene anclaje en los mecanismos de desarrollo en relación con la plasticidad que puede presentar un organismo en un ambiente determinado. Cosa que para la filogenética desde la SET se ha de considerar un rasgo no evolutivo (Goodman & Coughlin, 2000; Raff, 2000; Hall, 2003; Love & Raff, 2003; Laland *et al.*, 2015; Nuño de la Rosa & Müller, 2021; Tickle & Urrutia, 2017).

Conceptos como homoplasia y *homología* (estudio de caracteres entre especies con ancestría común) son problematizados desde la evo-devo. A partir del reconocimiento de la existencia de genes Hox y/o genes pleiotrópicos, así como de los cambios que pueden sufrir las rutas genéticas, se puede considerar que rasgos antes pensados como analogías, son en realidad homologías, o en términos de la evo-devo *homologías profundas*. Estos son caracteres que por condiciones en el desarrollo evolutivo son diferentes en morfología y/o función, pero que tienen relación con secuencias homeobox conservadas. Asimismo, la recuperación del concepto *atavismo* o recurrencia de carácter se restaura como un fenómeno evolutivo. El cuál había sido ignorado por la genética de poblaciones y la SM (Goodman & Coughlin, 2000; Raff, 2000; Hall, 2003; Love & Raff, 2003; Laland *et al.*, 2015; Nuño de la Rosa & Müller, 2021; Tickle & Urrutia, 2017).

Algunas investigaciones importantes han dado legitimidad a la evo-devo como son las similitudes observadas en la morfología en peces ciclídeos en los lagos de África Tanyanyika y Malawi, manchas oculares en lepidópteros como *Bicyclus anynana*, genes conservados en onicóforos que corresponden a genes de segmentación en artrópodos, *Hox cluster* en común en cnidarios y corales, experimentos en el tamaño de los cuernos en *Onthophagus taurus*. Para dar explicación a tales fenómenos relacionados con el fenotipo y su plasticidad, la evo-devo integra la epigenética con la cual considera pueden reconocerse mecanismos que regulen redes genéticas capaces de tomar nuevas rutas de expresión, así como tales rutas de expresión genética pueden

³⁴ Se debate también que este problema conceptual viene de la separación y categorización de ‘causas próximas’ y ‘causas últimas’ descritas por (Mayr, 1996, 2001; Laland *et al.*, 2015).

ser cooptadas para nuevas rutas con nuevas soluciones adaptativas. En ese sentido, se considera bajo la visión de la evo-devo que puede haber dos tipos de adaptaciones: directas, en las que variaciones al azar son mantenidas debido a que aumentan la adecuación y reproducción de la especie, y la *adaptación dirigida*, la cual ocurre a través de procesos en los que el organismo a partir de su plasticidad y mecanismos del desarrollo responden al medio generando nuevos caracteres que le dan la posibilidad al organismo de adecuarse y eventualmente adaptarse al ambiente. Éstas segundas serían explicadas por la visión de la evo-devo. Luego, la evo-devo es un marco teórico que integra diferentes campos de estudio y enfoques para dar lugar una nueva síntesis que centra al desarrollo, el organismo y la plasticidad fenotípica en su estructura teórica (Goodman & Coughlin, 2000; Raff, 2000; Hall, 2003; Love & Raff, 2003; Laland *et al.*, 2015; Nuño de la Rosa & Müller, 2021; Tickle & Urrutia, 2017).

Un caso curioso que me lleva a pensar diferentes puntos que iremos notando al respecto de la pluralidad teórica en la biología evolutiva, es el hecho de que las ideas que rondaban al respecto de la morfología y el desarrollo evolutivo, no pudieron ser reconocidas en la construcción de la SM, y esto se debió, entre otras cosas, a que no había tantas evidencias disponibles que fortaleciera dichas hipótesis de trabajo. Aquí pueden pensarse varias cosas. Algo que puede suceder es que muchas veces se tomen las teorías como hipótesis de trabajo de tal manera que se van buscando evidencias con dicho enfoque. Lakatos, ya ha mencionado al respecto de la emergencia de programas de investigación, sin muchas evidencias que las respalden. Diría que la posibilidad de generar diferentes marcos teóricos algunas veces puede pasar desapercibida si en el ambiente científico hay una actitud competitiva demasiado intensa (Giere, 1996; Longino, 1996; Tuana, 1996).

La genética de poblaciones construyó una teoría basada en alelos que no podían ser secuenciados ni reconocidos en sus rutas de transcripción. Esto suponía dar por hecho que el genotipo subyacía al fenotipo, sin conocer la naturaleza del DNA ni de los mecanismos de desarrollo y fisiológicos. La fortaleza de la genética de poblaciones hoy en día se basa en tales secuencias, igualmente la filogenética, y eso responde a que la teoría una vez asentada como paradigma científico, aumentó su precisión y generó prácticas y metodologías que le permitieron aumentar dicha precisión y alcance. Esto supone que también puede haber intereses por parte de la comunidad científica, que de alguna u otra manera elige construir un aparato teórico para dar cuenta de fenómenos naturales desde una perspectiva u otra que son soportadas por valores epistémicos distintos. Los intereses individuales y de grupo constituyen una parte importante de las razones por las que una perspectiva teórica puede o no desarrollarse.

Finalmente agrego para este análisis que desde la perspectiva de la evo-devo la SET deja un 'hueco' explicativo entre los genes y los fenotipos que son seleccionados. Este hueco, lo reconoce como una 'caja negra', al respecto de la visión mecanicista. La explicación darwinista de la evolución se considera buena al explicar las adaptaciones que surgen de variación al azar, pero no sobre otros fenómenos adaptativos que atañen al desarrollo

sesgado (Raff, 2000; Love & Raff, 2003; Laland *et al.*, 2015; Tickle & Urrutia, 2017; Nuño de la Rosa & Müller, 2021).

Desde la evo-devo las mutaciones cromosómicas, a partir de los mecanismos del desarrollo y la relación del fenotipo con el ambiente, son aprovechadas y constituyen una fuente de variación que posibilita la evolución biológica. Es decir, las mutaciones son parte de la maquinaria que utilizan los sistemas orgánicos, las cuales les permiten construir nuevas formas biológicas y adaptaciones. Recordando la teoría de la ligadura de desequilibrio, la evo-devo observa el fenómeno como paquetes genéticos altamente conservados que no pueden separarse a menos que haya mecanismos de desarrollo que así lo permitan. Tales eventos pueden ser la duplicación de secuencias o cromosomas y/o recombinaciones por transposones (Goodman & Coughlin, 2000; Hall, 2003).

Desde la perspectiva de la evo-devo el énfasis está en el organismo como *agente evolutivo*. Esto supone una recuperación de todas las cualidades de los organismos y su capacidad para evolucionar. Dado que la perspectiva retoma a los organismos como agentes, esto implica la construcción de un marco teórico capaz de vincular diferentes teorías que igualmente se enfocan en el individuo. La SN cambia; no se concibe en dos sentidos, es decir, positiva y negativa como lo muestra la SET, y más específicamente la genética de poblaciones. La selección se reconceptualiza como un fenómeno que se sitúa a la par de las creaciones de los mecanismos del desarrollo.

Desde la perspectiva de evo-devo la discontinuidad observada entre estructuras biológicas se explica a través de modificaciones en las rutas genéticas y mecanismos desarrollo. Dichas estructuras o caracteres pueden ser generadas a partir de bloques genéticos y epigenéticos. Una condición denominada *modularidad*, igualmente aplicable para el fenotipo. El caso de la discontinuidad, por otro lado, se genera a partir de una comunicación constante con el ambiente en una condición agencial del organismo, lo cual genera los patrones descritos por el equilibrio puntuado. Cabe aclarar que, aunque el proceso evolutivo es constante y continuo, los cambios, en sí, pueden ocurrir de manera continua y discontinua. Los segundos, son eventos que sólo pueden explicarse desde mecanismos del desarrollo. Es decir, desde la evo-devo la variación al azar no es explicativa, sino que intenta dar explicación al surgimiento de la variación a partir de la respuesta del organismo al ambiente a través de los mecanismos del desarrollo (Diogo, 2018; Goodman & Coughlin, 2000; Hall, 2003; Tickle & Urrutia, 2017; Skúlason *et al.*, 2019).

3.2.3 La construcción de Nicho

La teoría de construcción de nicho (TCN), la califico de incipiente con respecto a la visión del desarrollo de la evo-devo y la genética de poblaciones. Al tratarse de una teoría que comienza más o menos en la década de 1980 con

los escritos de Lewontin, parece que su desarrollo conceptual aún no ha generado tantas metodologías como lo podemos observar fácilmente en la genética de poblaciones y en la evo-devo (Laudan, 1980; Day et al., 2003; Jablonka, 2017; Scott-Phillips *et al.*, 2014).

La propuesta dialéctica de Lewontin implica una razón de flujo causal en ambas direcciones en dónde tanto el ambiente incide en el organismo, como el organismo en el ambiente y otros organismos. Planteando una especie de red causal que hace que los diferentes elementos de la biosfera generen cierto efecto sobre otros organismos y elementos ambientales. Los elementos materiales eran quizá lo más resaltante con respecto a la visión adaptacionista de la época que tanto Lewontin como Eldredge y Gould criticaban. Lewontin por considerar que esta visión no permitía reconocer la importancia de los efectos de los organismos sobre el ambiente y, por tanto, sobre su misma dinámica biológica (Gould & Lewontin, 1979; Gould, 1982; Levins & Lewontin, 1985; Lewontin, 2000).

La construcción de nicho critica una asunción de la teoría darwiniana³⁵ y neodarwiniana, a saber, que los organismos se adaptan a las circunstancias del ambiente y que la intervención de los organismos no tiene un peso importante en la explicación evolutiva. Lo que trae como consecuencias la imposibilidad de las especies de poder intervenir en las condiciones ambientales que les resultan inhabitables. Si bien la construcción de nicho da cuenta sobre las modificaciones al ambiente y las consecuencias de ello, la discusión la podríamos concentrar en dos aspectos: 1. La posibilidad de que un organismo sea capaz de modificar el ambiente otorgándole mayor supervivencia, y 2. Que la naturaleza biológica se observe desde una posición procesual³⁶. Una vez que la construcción de nicho sobrepasa ambas posiciones entonces, se erige como una teoría que estudia fenómenos irreductibles a las explicaciones de la SET (Odling-Smee *et al.*, 2013; Laland & Sterelny, 2006).

Richard Dawkins se propuso reducir la construcción de nicho a ventajas del fenotipo, a través del concepto fenotipo extendido, el cual sugiere que la variación y la evolución continúan formando parte de la selección de frecuencias alélicas que dotan al organismo de características ventajosa para su supervivencia. En este sentido, se vuelve importante la posición procesual (Dawkins, 2000; Laland & Sterelny, 2006). La visión procesual considera

³⁵ Darwin también estudió cómo las lombrices modificaban el ambiente. No obstante, la descripción de la fuerza que Darwin enfatizaba era la SN (Darwin, 1881). La construcción de nicho es la visión de una fuerza devenida de los seres vivos que tiene la capacidad de modificar las circunstancias ambientales relevantes para la supervivencia de la especie, es decir, la SN.

³⁶ Las tesis procesuales son variadas. Para este caso y el de la SEE, nos sirve la tesis de Dupré y Nicholson. En la que se entiende que a todo fenómeno biológico le subyace un proceso. Y éste se define como *procesamiento o conjunto de acciones/operaciones que se dedica a una cosa que se elabora y transforma*. Básicamente una conjunción espacio-temporal de acciones que se transforma en otra y que, para el caso de la vida, la mantienen o estabiliza de la segunda ley de la termodinámica (Dupré & Nicholson, 2018).

que los procesos subyacen a las cosas biológicas, en este sentido nada es en sí una cosa, sino lo que lleva a que la cosa mantenga dicha conjunción de eventos en un espacio-tiempo particular. Esto nos pone en dos terrenos importantes:

1. Considerar que la evolución por selección natural es un proceso, entre varios más, y es de hecho el cúmulo de procesos que explican la naturaleza biológica de los seres vivos y, por tanto, de su evolución. Lo que trae como consecuencia que la posición de la teoría darwiniana no pueda ser hegemónica y descriptora de todos los fenómenos evolutivos³⁷. Y 2. Que los procesos que ocurren externamente al organismo requieran una teoría que dé cuenta de tales fenómenos que involucran la evolución de los organismos (Odling-Smee *et al.*, 2013; Scott-Phillips *et al.*, 2014; Stotz, 2017; Constant *et al.*, 2018).

La TCN supone que las acciones de los seres vivos, al ser siempre dinámicas, modifican el ambiente, acción que a su vez modifica las variables totales que inciden en la evolución de los mismos organismos. Por ello, la consecuencia de la intervención puede ir también en sentidos inversos a la supervivencia, es decir, que lleven a la extinción de la población. La construcción de nicho intenta dilucidar estas relaciones con el ambiente y sus efectos. En la construcción de nicho, según Odling, Laland y otros defensores de esta teoría, encontramos cuatro componentes principales que resultan claves para la evolución de los seres vivos (Day *et al.*, 2003; J. Odling-Smee *et al.*, 2013).

1. Ingeniería de redes. La actividad de los seres vivos de generar las interconexiones ecosistémicas que permiten la estabilidad de los organismos.
2. Herencia ecológica. La composición de un ecosistema es heredada de una generación a otra intra-especie y entre especie, a partir de las modificaciones que los seres vivos ejercen sobre el ambiente. E.g. El caso muy usado de los castores y sus madrigueras, donde los primeros construyen las segundas y, a través de las generaciones, modifican el espacio habitable para la descendencia y otras especies del ecosistema (Odling-Smee & Laland, 2011).
3. Ingeniería de ecosistemas. La actividad de los seres vivos de modificar los nichos ecológicos, reduciéndolos, aumentándolos y eliminándolos, o creando nuevos. E.g. Especies semifosoriales como los puercoespines y los tejones que a través de sus madrigueras oxigenan y redistribuyen los nutrientes del subsuelo,

³⁷ Este movimiento es interesante, lo podríamos calificar como una invitación a un pluralismo teórico. En el sentido de que considera que la teoría darwiniana y su heredera genética de poblaciones tienen la capacidad de explicar un fenómeno particular que construcción de nicho no puede. La primera, es las adaptaciones directas o dadas por azar, debido a que un fenotipo exitoso se expresa en el momento adecuado, y eso ocasiona que la selección intervenga en su permanencia y mejoramiento funcional. Y la segunda -genética de poblaciones- a través de reconocer los patrones de dispersión de un carácter en una población, así como las fuerzas evolutivas que explican dichos patrones.

además de ser capaces de provocar deslizamientos e inundaciones con las remociones de tierra al cavar y hacer grandes entramados de túneles (Mori & Assandri, 2019).

4. Herencia de nicho. La composición de un ecosistema más la información genética es heredada de generación en generación entre especies e intra-especies. Es decir, hay dos flujos de herencia (Figura 2).

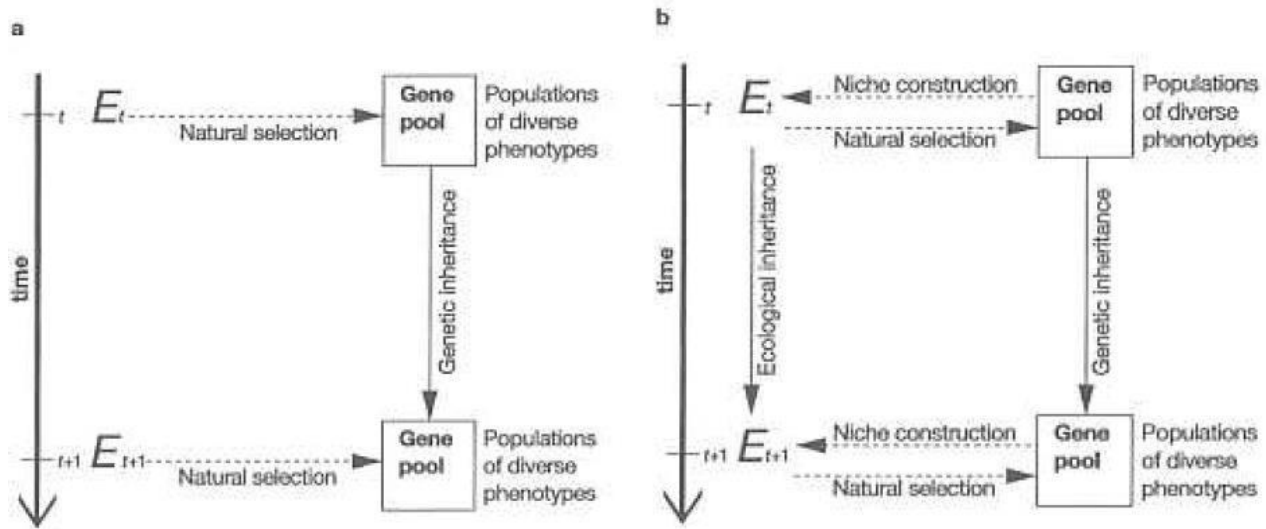


Figura 2. **a** representa en esquema de herencia genética que Odling-Smee, Laland y Feldman consideran frente al esquema **b** que proporciona la construcción de nicho, dónde la herencia ocurre a nivel genético y ecológico, y la relación entre el genotipo y el fenotipo está mediada por la construcción de nicho y la SN (Odling-Smee *et al.*, 2013).

Estas propiedades que, a escalas de tiempo geológicas movilizan las variables que permiten obtener recursos y espacios de distribución, inciden sobre los propios seres vivos redireccionando su transformación. De tal forma que el cambio de las relaciones entre los seres vivos y su ambiente se comprende continuo, recíproco y constante (Odling-Smee *et al.*, 2013).

Podríamos decir que la construcción de nicho, en sentido amplio, visibiliza la complejidad de las interacciones entre los seres vivos y su ambiente, así como sus consecuencias evolutivas, cuando los resultados de esas interacciones son proyectados en el tiempo. Apoyada en evo-devo y las asociaciones multi-conceptuales de Odling y Laland, como eco-evo-devo, la construcción de nicho adquiere la capacidad de mostrar que las dinámicas ecosistémicas tienen una influencia importante en la dirección, fijación y modificación de variables genotípicas y fenotípicas en los seres vivos y que, ésta cuenta con técnicas suficientes para abordar el estudio de dichos procesos, desde la experiencia disciplinar de la ecología (Odling-Smee *et al.*, 2013; Abouheif *et al.*, 2014; Laland *et al.*, 2015; Laland *et al.*, 2017).

Laland, Odling y colegas, proponen que visibilizar la complejidad interactiva de las especies, así como su alcance, permite que los biólogos evolutivos puedan rastrear e interpretar los resultados, tanto de toma de muestras de campo como experimentales de una manera integral. Así, en los ejemplos que citan Laland y Odling sobre la realización de estudios evolutivos con la perspectiva de la construcción de nicho, vemos que la actividad central del biólogo evolutivo tendría que ser intervencionista para detectar las tramas interactivas de los factores bióticos y abióticos, así como inferencial estadístico con respecto al rastreo y modificación de los fenotipos-genotipos (Salmon, 1990; Woodward, 2000, 2002; Odling-Smee *et al.*, 2013).

Los defensores de la construcción de nicho exponen que la extinción de especies puede también deberse a que la construcción de nicho puede proteger a una especie de las presiones de la selección natural, generando al interior de la población una acumulación de mutaciones deletéreas. Esto supondría un paralelismo a la noción de 'carga genética' de Muller, que ha sido criticada por sus implicaciones eugenésicas, sin embargo, eso no quita que pueda ser a su vez positivo en la supervivencia de la especie (Odling-Smee *et al.*, 2013; Soulier, 2018). Al respecto de este problema de extinción recordemos que la evo-devo considera que esto puede deberse a que ciertos fenotipos están asociados a paquetes genéticos que llevan a una baja posibilidad de recombinación. La genética de poblaciones, por su parte, reconoce que el desequilibrio de ligadura (la asociación entre dos loci), es capaz de homogeneizar las variantes alélicas y generar una homocigosis. Como podemos ver, dichas explicaciones no se excluyen. Aunque, sus explicaciones son claramente distintas.

Podemos decir que la TCN, al igual que la evo-devo, postula al organismo como una entidad evolutiva principal, dándole un papel activo y primordial en establecer la dirección de su propia evolución. Al conceptualizar al organismo como entidad transformante de su medio, éste se vuelve teóricamente capaz de modificar la acción de la selección natural, aunque no de manera determinante, ni necesariamente exitosa (Laland *et al.*, 2017; Stotz, 2017). Asimismo, construcción de nicho y evo-devo tienen una diferencia mínima, que no es menospreciable; construcción de nicho parte de una posición metafísica procesual, mientras que evo-devo de una mayormente mecanicista³⁸. Y desde la perspectiva de ambas parece ser que la genética de poblaciones tiene una noción de causalidad lineal. Que funciona para resolver problemas de carácter inferencial lineal; de un suceso A, le sigue un suceso B. Si tenemos un fenotipo exitoso entonces habrá mayor supervivencia y/o descendencia y este rasgo continuará en la siguiente generación. Con esto espero haber logrado dilucidar algunas de las diferencias en las asunciones teóricas de los primeros tres esquemas conceptuales, así como las consecuencias explicativas que se derivan de estos (Kuhn, 1989; Pérez-Ransanz, 1999; Odling-Smee *et al.*, 2013; Chang, 2012; Jablonka, 2017).

³⁸ Entendida en el sentido de los nuevos mecanicismos. Se entiende como la relación causal entre elementos que derivan en un fenómeno (Craver & Tabery, 2019).

3.2.4 *Plasticidad fenotípica, herencia epigenética y evolucionabilidad*

Tres conceptos centrales en la SEE son *plasticidad fenotípica*, *herencia epigenética* y *evolucionabilidad*. Veremos que la naturaleza de cada uno de estos tres conceptos es diferente, y que, si bien son conceptos que apelan a fenómenos importantes, no son meramente palabras que evoquen a fenómenos particulares. La plasticidad fenotípica ha sido comprendida como un elemento *sine qua non* de todo organismo, incluso es quizá el metabolismo de los seres vivos dónde se enfocan gran cantidad de las corrientes filosóficas y biológicas para diferenciar a la materia animada de la inanimada. Hoy en día, por ejemplo, se considera que el fenómeno viral puede no ser vida en tanto no cuenta con un metabolismo propio. Al respecto de este debate, algunos(as) virologos(as) consideran que podría abrirse el concepto de vida a ‘vida viral’ y ‘vida celular’, tomando como característica definitoria de la vida la capacidad autoreplicante potencial con base a códigos genéticos y aunada al ser participante activo en las interacciones ecológicas (Domingo, 2002). Sin tomar demasiado en cuenta esta distinción -que no deja de ser importante en un trabajo con respecto al pluralismo teórico- podemos decir que la plasticidad es un elemento de los seres vivos que les permite interactuar con el mundo (West-Eberhard, 2005; Fusco & Minelli, 2010). La herencia epigenética, adicionalmente, ha mostrado que en el dominio molecular puede haber una complejidad reguladora y creativa en la expresión, mantenimiento, recombinación y demás procesos biológicos que permiten e impiden que los organismos evolucionen (Jablonka, 2017; Dupré & Nicholson, 2018; Fabris, 2018). Finalmente, la evolucionabilidad como la noción más cercana a la del núcleo duro lakatosiano, es defendida de manera plural por parte de Pigliucci, y refiere a la capacidad diferencial de los organismos de evolucionar. En el sentido de que no todos los organismos tienen la plasticidad y robustez necesaria para evolucionar ante ciertos contextos. La plasticidad fenotípica, llevada al campo de la evolución, tiene el potencial para dar cuenta de una propuesta evolutiva procesual. El cambio atomista a procesual implica un cambio de perspectiva, de concebir a los organismos como entidades fijas y devenidas de la materia, a ser concebidos como eventos, [en dónde está involucrada la materia] que se suceden y se sincronizan en espacio-tiempos específicos. De ahí que el enfocarse en el sistema fisiológico permita comprender la dimensión móvil de la entidad biológica y su posibilidad de evolución. Asimismo, su carácter funcionalista permite mantener la selección en un orden más

darwinista³⁹. Esto es, que el fenómeno involucrado en la funcionalidad de los sistemas biológicos es la selección natural darwiniana⁴⁰, y no las mutaciones como en la genética de poblaciones.

3.2.4.1 Plasticidad fenotípica

Desde la perspectiva darwiniana y de la SET la plasticidad es un carácter pasivo del organismo. Así la adaptación del organismo es producto de la SN sobre las variaciones de la población. La diferencia entre ambas concepciones es que mientras que la noción darwinista considera que la variación con la que cuenta la especie es producto de la misma SN que perpetúa las variaciones exitosas y, por tanto, a sus posibles diversificaciones. La visión neo-darwinista considera que las mutaciones al azar son la fuente de las variaciones que elige la SN. En ambas condiciones la SN puede considerarse creativa, sin embargo, en la segunda la SN depende de la generación de nuevas combinaciones a través de mutaciones o re-arreglos aleatorios en el genoma. Esto se debe principalmente a que el movimiento de la SM fue el de unificar el mutacionismo con la teoría darwiniana. Cuando se plantea la importancia de la plasticidad fenotípica entonces se puede pensar que una consecuencia de la SM es abandonar al organismo como el blanco de la selección (Pigliucci, 2008, 2009; Fabris, 2018; Beatty, 2019).

La plasticidad fenotípica puede adquirir una potencia explicativa evolutiva cuando se relaciona con *evo-devo* y construcción de nicho en la SEE. Ya algunos autores como Lewontin consideraban que el fenotipo era más que sólo efectos en el desarrollo generados por los genes. Sino que éste podía abarcar conductas y relaciones con el ambiente (Pigliucci, 2008, 2009; Laland *et al*, 2015; Beatty, 2019). Esto implica que la plasticidad fenotípica pasa de ser *la expresión del genotipo frente al ambiente* a ‘la capacidad de genotipos individuales para producir diferentes fenotipos cuando se exponen a diferentes condiciones ambientales’ (Pigliucci *et al.*, 2006; Fusco & Minelli, 2010). Esto supone que, por ejemplo, para los casos de efecto fundador la deriva génica (DG) requiera de la plasticidad fenotípica para su aplicación. Luego, la plasticidad fenotípica permite que un organismo pueda relacionarse con el ambiente, al darle la posibilidad de adaptarse al medio. Así, el papel de la plasticidad fenotípica dentro de la SEE elimina las posibilidades del azar, ya sea desde la variación darwiniana necesaria para la

³⁹ El tema de la noción de SN darwinista no se va a indagar aquí a sus últimas consecuencias, pero nos basta con entender a la SN como una entidad capaz de generar la variación necesaria para la generación de nuevas formas de vida que puedan mantenerse en el ambiente. Por otro lado, una noción de SN por la SM/SET, se comprenderá como la fuerza capaz de tomar las variaciones creadas en las mutaciones y construir a partir de ahí los fenotipos exitosos (Pigliucci, 2009; Beatty, 2019; Payne & Wagner, 2019).

⁴⁰ En la SEE, no se explica a detalle cuál es la noción de la SN que manejan, sin embargo, parece ser que atacan la noción de SN de la SM/SET, y favorecen la SN darwiniana, sin hacer de ésta última la explicación universal para todos los fenómenos evolutivos creativos.

especiación, como la variación mutacionista para la actuación de la SN en la SET (Pigliucci *et al.*, 2006; Fusco & Minelli, 2010).

A través de la noción de polifenismo⁴¹, la plasticidad fenotípica permite explicar cómo es que la mayoría de las mutaciones en el DNA no tienen efectos en el fenotipo, mientras el organismo es igualmente capaz de aclimatizarse a diferentes ambientes. El modelo explicativo, es tal que en lugar de que las variaciones existan a priori, éstas surgen de las capacidades del fenotipo de transformarse en relación con el medio en el que se encuentra. Dichas capacidades plásticas le otorgan la *agencialidad* al organismo que sostiene en gran medida la estructura conceptual de la SEE (Figura 3).

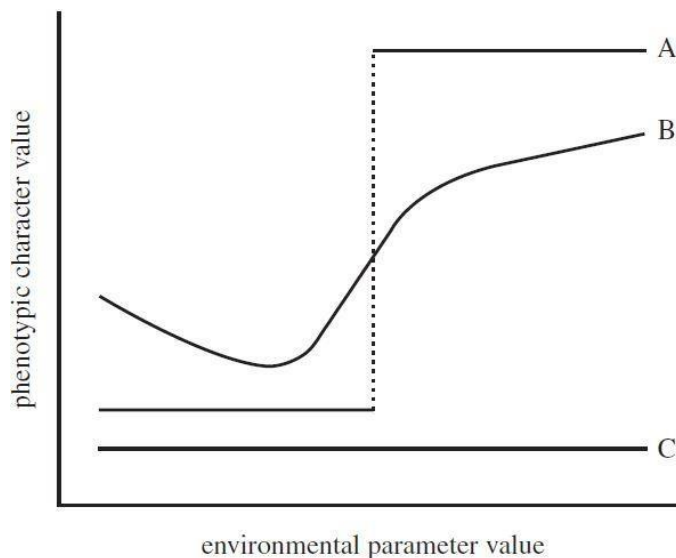


Figura 3. Los caracteres fenotípicos pueden clasificarse en tres tipos: C, para un carácter no plástico o monofenético, B, para un carácter plástico no polifénico y A, para un carácter polifenético (Fusco & Minelli, 2010).

Lo que se observa en la figura 3 es que los caracteres considerados plásticos no polifénicos, son aquellos reconocidos por la SET, los cuales le permiten al organismo 'aclimatizarse' al medio. El efecto de reconocer que un organismo cuenta con capacidades fenotípicas que le permiten adaptarse al medio (polifenismo), dirige la lucha por la supervivencia de un organismo y hace de su capacidad de cambio una con una tintura menos de lucha por la supervivencia que de capacidad de ajuste con el ambiente.

Quienes defienden la plasticidad fenotípica como elemento orgánico que permite la evolucionabilidad de las especies proponen que en lugar de un paisaje genético como lo concibió Wright, puede modelarse un paisaje

⁴¹ Fenotipos irreversibles generados por el ambiente.

fenotípico del cual se puedan reconocer cuáles características fenotípicas tienen mayor plasticidad y, por tanto, mayor evolucionabilidad. Asimismo, ello podría permitir reconocer cuáles son aquellos patrones fenotípicos que se repiten y dan lugar a nuevas morfologías a partir de su herencia, así como su posible estabilidad y/o *robustez*. Tres casos que son bastante notables para este concepto o modelo⁴² es el caso del saltamontes *Locusta migratoria*; especie que puede cambiar su comportamiento gregario a partir de los cambios de desarrollo en el estado ninfa debido a cambios ambientales. Así como el patrón de manchas en forma de círculo de la mariposa *Bicyclus anynana*. El cual cambia a partir de genes pleiotrópicos que disparan una cascada de señales en cadena celular que aumenta la cantidad de escamas negras, lo que parece relacionarse con estímulos ambientales. La comprensión de este fenómeno nos puede explicar el mismo patrón en otras mariposas del mismo género. Por último, tenemos el caso del escarabajo *Onthophagus taurus* en el cual el tamaño de los cuernos parece determinarse en el periodo larvario a partir del alimento disponible (Pigliucci *et al.*, 2006; Fusco & Minelli, 2010; Sultan, 2021; Watkins, 2021).

A través de la plasticidad fenotípica, también podemos decir que los procesos ecológicos, ambientales y del desarrollo pueden eventualmente llevar a su fijación genética. Ello a través de la *canalización genética*, esto es, que a través de incidencias con el ambiente los organismos pueden presentar variaciones fenotípicas que direccionan los cambios genéticos en una ruta, a saber, aquella que fortalezca el fenotipo ventajoso. Este fenómeno, ya antes postulado por Baldwin, considera que los organismos, a través de sus capacidades fenotípicas y conductuales, tales como el aprendizaje, pueden adaptarse al medio en el que se encuentran. Se considera, por ejemplo, que aquellas especies que presentan la posibilidad de aprender pueden adaptarse a diferentes medios a través de sus propias capacidades de reconocer el medio y relacionarse con él. Esto implicaría que las adaptaciones son una consecuencia activa de los seres vivos, y no sólo del ambiente a través de la SN. (Pigliucci *et al.*, 2006; Fusco & Minelli, 2010; Kovaka, 2019; Sultan, 2021; Watkins, 2021).

Algunos argumentos a favor de considerar la plasticidad fenotípica como una cualidad de los organismos que les permite evolucionar son los fenómenos epigenéticos tales como la epistasis y la pleiotropía⁴³. Estos se pueden interpretar como fenómenos que promueven el éxito de las especies al dar la posibilidad de expresar distintos fenotipos bajo diferentes circunstancias ambientales. Esto se vuelve un gran nicho explicativo, tomando en cuenta que, desde la SET y la genética mendeliana, los fenómenos de epistasis se consideran *excepciones a las*

⁴² Debido a las sutilezas y formas de uso del concepto, abro aquí la posibilidad de que la plasticidad fenotípica en los términos que usa la EES, puede tener un aspecto de modelo explicativo y de concepto que apela a una capacidad biológica.

⁴³ El uso que hago aquí de *fenómenos epigenéticos* lo refiero a aquellos mecanismos involucrados en la lectura, regulación, expresión y demás de la información genética. Más adelante explicaré herencia epigenética.

reglas de Mendel en lugar de un fenómeno potencialmente evolutivo (Pigliucci *et al.*, 2006; Fusco & Minelli, 2010; Sultan, 2021; Watikins, 2021).

Mary Jane West-Eberhard en su recuperación de una selección operacional más fuerte que la dada por la SET, considera que la *acomodación fenotípica* es el primer paso en el proceso adaptativo de la selección natural. Los ejemplos que pone West-Eberhard para sostener esta propuesta son el caso de la cabra de William Hamilton III con sólo dos patas traseras, la cual, al morir, se le examinó la anatomía, y se observó que los huesos de las caderas y las patas se habían modificado permitiendo que la cabra pudiera mantenerse sobre sus dos patas traseras. Y el caso de las hienas; las cuales parecen tener una morfología del cráneo afectada por la dieta basada en carroña. Estos casos, según West-Eberhard, muestran que los organismos tienen la capacidad de modificarse y, por tanto, de adaptarse, pero para ello es necesario que el cambio en el fenotipo pueda eventualmente fijarse, lo cual conduciría a la canalización genética (Waddington, 1961). Es decir que, dada la recurrencia de un fenotipo en un ambiente dado, las variaciones en el genoma fortalecen la codificación de dicho fenotipo. En concreto; *la selección del fenotipo lleva a la fijación de un genotipo capaz de codificar dicho fenotipo*. Esto se le conoce como asimilación genética, esto es cuando el fenotipo ha quedado fijado en el genoma (Waddington, 1959, 1961, 1968; West-Eberhard, 2005).

Este fenómeno ya había sido descrito a finales del S. XIX por Baldwin. Actualmente conocido como *efecto Baldwin*, el cual considera que las habilidades de los organismos para ajustarse al medio pueden impulsar a la variación de la especie hacia un fenotipo más efectivo para el ambiente dado. Esta concepción de la evolución se contrapone fuertemente a la SET y la teoría de Darwin al dirimir la posibilidad del azar como fuente de variación y la selección sobre el organismo. El punto fuerte de esto es que las posibilidades de que surjan adaptaciones son mucho más plausibles desde organismos flexibles. Por otro lado, en contraposición al mutacionismo, la propuesta de la plasticidad fenotípica en conjunto con la biología del desarrollo, hacen que los factores genéticos, sean reclutados a partir de las necesidades fenotípicas y no que los organismos esperen a que surjan ventajas azarosamente (Pigliucci *et al.*, 2006; Fusco & Minelli, 2010; Sultan, 2021; Watikins, 2021).

Para la propuesta de la EES, la genética de poblaciones sería requerida en el estudio de los patrones de frecuencias genéticas, las cuales son generadas por la plasticidad fenotípica de los organismos. Aun así, el mecanismo descrito por Darwin se considera posible en raras ocasiones. Lo cual mueve a la teoría darwiniana del centro a la periferia de la explicación evolutiva.

3.2.4.2 Herencia epigenética

La noción más acabada de la herencia epigenética la encontramos en Conrad Hal Waddington a mediados del S XX, quien consideraba que a nivel ontogénico ocurrían los procesos de selección y estabilización del organismo. Esto se debe a que para Waddington el fenotipo puede *crear trayectorias* posibles desde la epigenética a partir de mantener la estructura de los organismos (robustez) y modificarse (plasticidad) en el tiempo (Waddington, 1959, 1961, 1968). Para él los organismos pueden construir sus propias trayectorias de desarrollo, lo que asume que el organismo tiene cierta persistencia que desemboca en las adaptaciones. Waddington denomina ‘epigenética’ al estudio causal de procesos moleculares que sostienen al organismo a través de su desarrollo (Waddington, 1968; Ondarza, 2012; Fusco, Carrer, & Serelli; 2014; Fabris, 2018).

Esto implica, en contraposición al mutacionismo de la SET, que los reguladores epigenéticos son aquellos que reclutan y recombinan los elementos moleculares, dando paso a la generación de nuevas trayectorias de desarrollo que implican una adaptación en un sentido dual, a través de la robustez del organismo y de su plasticidad (Fabris, 2018). Esto supone que además de ser estos heredados por medio de información en el código genético, también haya medios de transmisión por medio del citoplasma y/o a través de linajes celulares somáticos, como pueden ser la transferencia de marcadores en histonas y por medio de información inmunológica por medio de anticuerpos en placentados (Wildman *et al.*, 2006; Moffett, Hiby & Sharkey 2013; Jablonka, 2017; Hanna, 2020). Una extensión de las formas de herencia la podemos encontrar en la propuesta de herencia en cuatro dimensiones de Jablonka; genética, epigenética, conducta y variación simbólica (Jablonka & Lamb, 2005). Recordemos que Jablonka es la defensora de la herencia epigenética del programa de la SEE (Jablonka, 2017; Laland *et al.*, 2015).

Siguiendo a Waddington, éste concibió la capacidad de los seres vivos en estado embriológico de cambiar sus redes genéticas, lo cual implicaba la noción de canalización genética. Hemos mencionado en el subapartado anterior como la reiteración de un fenotipo como respuesta a un estímulo constante puede conducir a la fijación de un genotipo capaz de codificar dicho fenotipo. Waddington defendía que los mecanismos epigenéticos, podían modificar el código genético, haciendo posible la generación de secuencias genéticas capaces de responder a las necesidades dadas por el medio (Waddington, 1961; Fabris, 2018; Payne & Wagner, 2019). Así, las posibilidades del desarrollo embrionario para Waddington, significaban también que los embriones podían generar trayectorias capaces de producir una estructura funcional y estable. Esto requería de una propiedad nombrada *homeorresis* (en inglés *homeorhesis*), la cual se entiende como la capacidad de un ser vivo de estabilizarse dinámicamente en un medio fluctuante. En contraposición a la homeostasis y la alostasis, el organismo no sólo mantiene cierta estabilidad interna como en la homeostasis, o modificarse fisiológicamente a un nuevo punto estable manteniendo su misma estructura como en la alostasis, sino que además en el desarrollo puede generar diferentes trayectorias que desemboquen en una nueva estructura capaz de responder al medio. Esto, debido a

las dos propiedades relevantes del fenotipo en los organismos; la robustez y la plasticidad (Waddington, 1959, 1961, 1968; Fusco, Carrer, & Serelli; 2014; Fabris, 2018).

Entonces, para Waddington la epigenética permite modificar y regular la información genética a partir de las necesidades del desarrollo. De esta manera se entiende que en el desarrollo las células, a través de diferentes trayectorias, van creando un organismo integral. Waddington llamó a este fenómeno *creode*, la tendencia de una célula de continuar su trayectoria debido a los cambios ambientales (Waddington 1961, 1968). Aclaro que la tendencia del desarrollo a construir un organismo no significa que el resultado sea un organismo predefinido, sino que el creode se lleva a cabo y da como consecuencia a un organismo, aunque éste no termine por ser fisiológica, psicológica y/o socialmente igual a sus antecesores. El mismo Dobzhansky consideraba que tendría que haber un mecanismo genético capaz de modificar el fondo genético ante cambios rápidos, papel que intenta cumplir la epigenética en la EES (Fusco, Carrer, & Serelli; 2014; Fabris, 2018).

Desde la perspectiva de la síntesis moderna, la manifestación fenotípica de la variabilidad oculta se explica por el cruce de un umbral en un sistema poligénico. Dado que la herencia poligénica está relacionada con el pequeño efecto aditivo de muchos alelos, el efecto de cada alelo individual es demasiado pequeño para que lo note la selección natural. Esta variación se acumula con el tiempo sin manifestarse; mientras permanezca por debajo de cierto umbral permanece fenotípicamente oculto. Sin embargo, cuando los organismos se encuentran en circunstancias ambientales inusuales o estresantes, esta variación oculta puede manifestarse fenotípicamente y, por lo tanto, seleccionarse. Desde este punto de vista, la capacidad de heredar la plasticidad fenotípica reside en un sustrato adaptativo estático, preexistente (Fabris, 2018).

El argumento de Fabris continúa con un ejemplo sobre la diferencia de perspectivas en la canalización genética a partir de dos modelos explicativos sobre la proteína chaperona Hsp90, la cual ayuda a estabilizar la estructura terciaria y cuaternaria de las proteínas ante la exposición a altas temperaturas (hipertermia). En el primer modelo Rutherford y Lindquist proponen que la síntesis de Hsp90 en eucariontes deviene del estrés ambiental, el cual induce por medio de señales moleculares la transcripción de Hsp90, proteína que activa genes silenciados, aumentando así la variabilidad fenotípica de la especie en estrés. El otro modelo, de Specchia y colegas, considera que Hsp90 interactúa con RNApi, los cuales están relacionados con el mantenimiento de secuencias repetidas y represión de transposones. Estos últimos, en conjunto con los estudios de Barbara McClintock, sugieren que una sección del genoma puede introducirse a otra parte del genoma. Esta característica

del genoma permite a las células generar re-arreglos de la eucromatina y heterocromatina⁴⁴, dando lugar a la expresión de nuevos genotipos. Este último modelo sugiere que ciertos mecanismos epigenéticos promueven, a partir de la regulación genética, modificaciones en el genoma, los cuales pueden llegar a ser viables ante situaciones estrés y así generar la variación necesaria que permite la evolución de las especies. Esto sugiere que el origen de la variación, a diferencia de lo que propone la SET, no sería al azar en las mutaciones del genoma, sino un evento dirigido por mecanismos epigenéticos y del desarrollo en el organismo en la mayoría de los casos evolutivos (Fabris, 2018).

Adicionalmente a esto, Jablonka también sugiere que la herencia de marcadores moleculares y otros elementos epigenéticos como los ARN, se puede dar en líneas celulares somáticas y a través del citoplasma, como ocurre entre elementos moleculares durante el embarazo 'placentado' entre la madre y la descendencia. Como resultado obtenemos la recuperación de la propuesta lamarckiana, esto es, la posibilidad de que los organismos evolucionen 'agencialmente' y por vías de herencia alternas a la genética (Jablonka & Lamb, 2004; Jablonka, 2017).

3.2.4.3 Evolucionabilidad

La evolucionabilidad ha sido planteada por diferentes autores, entre los que destacan Dawkins y Fisher. Estos consideraban, con ciertos matices, que los organismos tienen la habilidad de responder a la selección natural. No obstante, la condición de ello dependía en gran medida de la variación existente en una población, y no tanto de la propensión de los organismos a variar. En términos de Pigliucci el problema se debe a la noción de variabilidad. Ya que ésta se ha entendido como consecuencia de la variación genética, al menos desde la MS. Dando por sentado una relación lineal entre variación genética y la posibilidad de un organismo de variar su estructura (Payne & Wagner, 2019; Pigliucci, 2008).

Para mostrar su punto, Pigliucci muestra dos ejemplos en su artículo *Is evolvability evolvable?* El primero consiste en mostrar que algunas bacterias tienen la capacidad para cambiar la expresión de factores de transcripción frente a cambios ambientales, sin que se modifiquen las secuencias del genoma; y el segundo contempla la existencia de las *quasispecies* como entidades biológicas en transición que se modifican rápidamente (Pigliucci, 2008). Esto se debe a un elemento importante para la EES, a saber, que la aleatoriedad es impulsada por los organismos. En otras palabras, el azar es incentivado por los organismos, haciendo que la generación de variaciones efectivas sea posible de aparecer. Esto conduce la creatividad evolutiva al organismo agencial.

⁴⁴ La eucromatina es la forma de la cromatina menos compactada que suele ser codificada y leída por la célula, en contraposición a la heterocromatina que se haya compactada y, por tanto, inactivada.

Para mostrar ello, Pigliucci propone un modelo en el que la evolucionabilidad estaría relacionada a nivel genético con la *epistasis positiva*, y la canalización con la *epistasis negativa*. La primera aumentaría la relación entre genes que dan origen a diferentes fenotipos, y la segunda constreñiría las expresiones fenotípicas al restringir la interacción entre genes. De tal forma que al haber un cambio fenotípico también hay una restricción que dirige a un cambio efectivo en el organismo y, por tanto, pueda ser fijado en el genoma (Pigliucci, 2008).

Este movimiento teórico de Pigliucci se acerca mucho más a la noción darwinista, al concebir 1. que el blanco de la selección natural es el organismo y 2. que la selección puede favorecer la variación. No obstante, en contraposición a la noción darwinista, el organismo sería el causante de tales variaciones y no el medio sobre los organismos. Esta noción de selección da lugar a defender que la recombinación genética ha surgido por SN, al ser ésta capaz de romper el desequilibrio de ligadura que puede llevar a la extinción de las especies. Asimismo, y en un movimiento plural, las posibilidades de una población para mantenerse por largos periodos de tiempo sin cambios serían posibles debido a la robustez y plasticidad conferida por los mecanismos epigenéticos y del desarrollo (Pigliucci, 2008).

Una posición cada vez más popular entre filósofos y biólogos, es una posición pluralista, una que admite la posibilidad teórica de múltiples niveles de selección pero que trata cada afirmación específica de acuerdo con la evidencia empírica que está disponible (u obtenible) para respaldarla (Pigliucci, 2008).

Si bien no se puede considerar que el organismo sea el único blanco de la selección, ya que hay ejemplos de consideraciones a nivel molecular y poblacional, se puede esperar que el organismo finalmente sea el agente capaz de evolucionar y, por tanto, la entidad integral que responde al cambio ambiental⁴⁵. Esto es suficiente para justificar que la EES tenga un aspecto mucho más plural que aquel dado por la SM/SET (Laland *et al.*, 2015; Payne & Wagner, 2019; Pigliucci, 2008, 2009). A modo de conclusión de este apartado, podríamos decir que, en términos de la propuesta de Lakatos, el movimiento de Pigliucci hace que la agencialidad de los organismos, así como su posibilidad de cambio a través del concepto de evolucionabilidad, sean las nociones no 'contrastables empíricamente', pero que sostienen a la nueva propuesta de la EES. En otras palabras, que forman parte del núcleo duro de dicho programa de investigación. Adicionalmente, esta visión concibe cierta pluralidad teórica que es capaz de dar cuenta de cómo el organismo responde al medio, y cómo puede evolucionar a medida que su fenotipo lo permite, dicho fenotipo incluiría también las conductas, cultura y modificaciones al medio, así como

⁴⁵ Esto implica la recuperación del organismo como entidad organizada con relación al todo-parte. Si a esto le aumentamos el dinamismo en la evolución, tales relaciones entre el parte-todo pueden concebirse como cambiantes en el tiempo (Etxeberria & Umerez, 2006).

las respuestas internas estudiadas por la epigenética y la evo-devo (Bódi et al., 2017; Fusco & Minelli, 2010; Jablonka, 20017; Kutschera & Niklas, 2004; Laland *et al.*, 2015; Lakatos, 1978; Moczek, 2015; Payne & Wagner, 2019; Pigliucci, 2009; West-Eberhard, 2005).

3.2.5 *La simbiogénesis*

La simbiogénesis propuesta por primera vez por el ruso Constantin Merezhkowsky, y desarrollada posteriormente la estadounidense Lynn Margulis, reconoce que los organismos viven en comunidades (espacio- temporales) que les permiten evolucionar en conjunto (Margulis, 1971; Sapp, Carrapiço, & Zolotonosov, 2002; Guerrero *et al.*, 2013; O'Malley, 2015; Aanen & Eggleton, 2017; Gray, 2017). Dicha comunidad, conocida como holobionte, supone que la unidad de la evolución no es el organismo (Gilbert, Sapp, & Tauber, 2012; Guerrero *et al.*, 2013). Los microbiotas son el caso más representativo de ello, ya que muestran la clara codependencia que hay entre diferentes especies, habitando el mismo espacio-tiempo bajo las mismas condiciones (Fox, 2004; Gilbert, 2014; Gilbert *et al.*, 2012; Guerrero *et al.*, 2013).

Después de que Margulis desarrolló la teoría endosimbiótica para explicar el origen de la mitocondria y el cloroplasto, se reconoció que diferentes organismos parecían compartir una gran cantidad de propiedades vitales con sus microbiotas y que, en mayor y menor grado, algunas entidades pueden estar íntimamente relacionadas (Fox, 2004; Gray, 2017; Guerrero *et al.*, 2013; O'Malley, 2015).

La simbiogénesis, entendida como la asociación fuerte, codependiente y modificante sobre sus participantes, no sólo implica que tales organismos no mantengan su identidad previa, como es el caso de la endosimbiosis; también aplica para los casos en los que se han identificado secuencias de DNA virales en organismo celulares. Por ejemplo, las proteínas codificadas por mamíferos provenientes de secuencias de retrovirus endógenos (ERVs de sus siglas en inglés *Endogenous Retrovirus*), las cuales, en humanos, están implicadas en la fusión célula-célula de la placenta y la modulación del sistema inmunológico. De hecho, cerca del 8% del genoma humano se ha postulado proveniente de secuencias de retrovirus. Lo cual supone que la fusión de entidades biológicas que conforman nuevas unidades biológicas, ya sean totalmente integradas en un organismo o en convivencia como en un holobionte, es más común de lo que se piensa. Más aún, esto significaría que la formación de entidades evolutivas novedosas podría deberse, entre otras cosas, a la adquisición de nuevas capacidades biológicas por asociaciones fuertes (Chuong, 2018; Fox, 2004; Guerrero *et al.*, 2013).

Para la simbiogénesis el carácter que permite las relaciones entre agentes es la capacidad metabólica, y la necesidad de ésta para la construcción de la vida. Es, de hecho, la comprensión de las redes metabólicas de los organismos, y entre estos, donde se pueden encontrar las causas evolutivas de la simbiogénesis. Esto significa que

la evolución, para la simbiogénesis, es consecuencia de la facultad de los organismos de construir relaciones estables que permitan la subsistencia y generación de nuevas estructuras. De hecho, la simbiogénesis considera que la entidad evolutiva es el holobionte y no las especies ni el individuo. Esto coloca a esta teoría fuera del marco de la SET y de la EES. En contraposición a la SET, los eventos de transferencia horizontal se vuelven mucho más relevantes en la explicación evolutiva que la herencia genética vertical. Así, la creatividad evolutiva sería un evento indeterminado, dado por las contingencias de las relaciones biológicas, que son posibles por el metabolismo biológico, el cual contempla no sólo la fisiología de cada organismo, sino también elementos por fuera de éste, como ocurre en los ciclos biogeoquímicos (Margullis, 1971; Gilbert *et al.*, 2012; O'Malley, 2015).

Para visiones como la de Dawkins, la simbiogénesis es una teoría no parsimoniosa, lo cual la hace poco práctica para la investigación científica. La contestación a esto por parte de Margulis fue que 'se debe estudiar porque es un fenómeno que está ahí'. La noción de simbiogénesis permite abarcar explicaciones para diferentes organismos, como es caso de los procariontes, los cuales, desde el modelo genético diploide se vuelven imposibles de estudiar. Así, el estudio de los individuos y sus facultades, serían, para la simbiogénesis, fenómenos de menor importancia que pueden ser estudiados por otros enfoques como la teoría darwiniana, evo-devo, y demás que pueden ser reclutadas bajo la visión simbiogenética, para dar cuenta de los procesos que permiten que los organismos se relacionen entre sí.

Al respecto de esta diferencia de visiones, desde la cosmovisión cultural, Gilbert menciona:

Estos hallazgos [simbiogenéticos] nos llevan en direcciones que trascienden las dicotomías del yo/no-yo, sujeto/objeto que han caracterizado al pensamiento occidental (Gilbert *et al.*, 2012).

Desde la perspectiva de la simbiogénesis la evolución biológica y las novedades evolutivas devienen de interacciones que conducen a cierta codependencia entre los organismos y las entidades biológicas como pueden ser los virus. Y el reto es comprender cómo los metabolismos pueden de generar nuevos holobiontes o unidades biológicas estables. Algunos ejemplos son las algas que ayudan a la oxigenación de huevos en salamandras, o bacterias que se relacionan entre sí proveyéndose de los elementos orgánicos necesarios para la permanencia del holobionte, etcétera. Un ejemplo del cambio gestáltico que genera la simbiogénesis lo notamos en el sistema inmunológico, el cual es visto como un sistema de negociación entre especies, más que un sistema de defensa. Ya que algunas veces aquellos considerados parásitos se convierten eventualmente en parte de la microbiota que habita en la población del hospedero (Fox, 2004; Gilbert, 2014; Gilbert *et al.*, 2012; O'Malley, 2015).

3.2.6. *Tres perspectivas de la autoorganización*

I

La autoorganización, como explicación evolutiva, se desprende de la teoría de los sistemas complejos. La autoorganización es una característica considerada inherente a los organismos vivos, la cual puede ser estudiada desde diferentes modelos de la teoría de sistemas. La teoría de sistemas, a su vez, maduró como un marco teórico desde los aportes de la física, matemáticas, y ciencias de la computación emergidas en el siglo pasado. Luego, las suposiciones desprendidas de dicha teoría, deviene de un método de generación de modelos computacionales análogos a los fenómenos biológicos y, por tanto, considerar las variables introducidas en el programa como el reconocimiento de procesos que subyacen a la existencia de los sistemas. Asimismo, la teoría considera que los sistemas complejos son aquellos en los que sus propiedades son consecuencia de los elementos que componen al sistema, pero que no se haya en ninguno de los elementos aisladamente; éstas se denominan propiedades emergentes o *emergencias*. (Glancy *et al.*, 2016; Johnson & Lam, 2010; Newman *et al.*, 2006; Weber & Depew, 1996).

La idea central de la autoorganización en entidades vivas, desde una visión estándar de los físicos, se concibe como una propiedad de los sistemas que les permite auto-perpetuarse a través de la interacción entre diferentes elementos biológicos. De tal caso que la evolución puede entenderse como un fenómeno consecuente de las diferentes formas en las que los elementos biológicos interactúan. Cada vez que éstas interacciones cambian se dice que hay un evento evolutivo. La autoorganización, a partir de diferentes experimentos y modelos, se utiliza para explicar cómo es posible que el surgimiento de novedades evolutivas pueda darse a partir de la reorganización en las dinámicas de los sistemas biológicos. (Glancy *et al.*, 2016; Johnson & Lam, 2010; Newman *et al.*, 2006; Weber & Depew, 1996).

La comunidad que lleva a la práctica dicha teoría es diversa en sí, por lo que podemos encontrar posiciones que favorecen la selección darwinista y otras que se encuentran más allegadas a la biología del desarrollo. Para ejemplificar el punto, expondré dos propuestas, la de Goertzel (1992) y la de Newman (2002).

II

Goertzel considera que la selección natural está en el corazón de cualquier proceso de autoorganización. No obstante, los sistemas biológicos presentan complejidad y ésta muestra la necesidad de crear modelos que den cuenta de dicha complejidad. Goertzel considera que la definición de que un sistema complejo de χ es tanto más complejo como el programa más pequeño que pueda computar χ , es arbitraria y cambiante. De esto, Goertzel

toma la propiedad de los fractales para argumentar la compactación de información de un sistema dado. Así, la propiedad de complejidad puede generarse y observarse en los seres vivos.

Siguiendo a Goertzel, éste utiliza el caso del sistema inmunitario, para exponer su propuesta. En su modelo, los anticuerpos del sistema inmunitario ganan en reconocimiento de antígenos, en la medida que las células B, generadoras de anticuerpos, optimizan el reconocimiento por selección clonal. Esto supone la importancia de la selección natural en la eficacia del sistema inmunitario. No obstante, permite reconocer que dicha dinámica ocurre al interior de un sistema complejo. Goertzel, nos lleva a considerar al sistema inmunitario como una red, al respecto de la teoría de redes del programa de *sistemas complejos*⁴⁶.

Siguiendo esta misma línea de pensamiento, Goertzel expone la simulación de Alan Perelson en la que a mayor cantidad de anticuerpos exitosos, hay una mayor conectividad entre el sistema inmunitario. Lo que supone que los anticuerpos ganan en efectividad en la medida en que su conectividad con el sistema inmunitario es adecuada para los objetivos del sistema. En este caso, en la defensa contra patógenos. Esto implica para la visión laxa y expandida de la autoorganización, que la selección natural es importante en la construcción de sistemas. El problema, como se ha considerado antes, parte del origen de la variación. Aquí vale la pena citar la reconstrucción del argumento de Darwin que cita Goertzel según Augros y Stanciu:

(1) según el principio del aumento geométrico, se producen más individuos de cada especie de los que posiblemente puedan sobrevivir; (2) esto genera una lucha por la existencia, la cual promueve que un organismo compita con otro, y (3) debido a esta lucha por la existencia, una ligera variación, si en algún grado es ventajosa, se acumulará y producirá una nueva especie.

Si bien Goertzel considera que la selección natural cumple un papel importante en la evolución, no apoya la interpretación darwiniana de la síntesis moderna y tampoco apoya la posibilidad de generalizar el fenómeno descrito por Darwin. Con respecto al primer punto (1) se encuentra en desacuerdo porque el crecimiento geométrico ha sido desmentido por la dinámica de poblaciones, en la cual se observa que las poblaciones crecen y decrecen a razón de los recursos disponibles. Esto lleva a la refutación de (2) la dinámica de competencia entre

⁴⁶ Esto se puede poner a discusión, para cualquier lector versado en análisis meta-teóricos. Mi propuesta inicial, es que la teoría de sistemas complejos es una teoría que ha llegado a ser un programa, debido a su potencial explicativo en la era de la programación. Este programa se alimenta de diferentes modelos y teorías que han sido esgrimidos por diferentes estudiosos de sistemas. Entre las teorías que considero pertenecientes a dicho programa, encuentro la teoría de redes, teoría de juegos, y modelos tales como la autoorganización y los autómatas celulares. La autoorganización dentro de la biología evolutiva, y desde la perspectiva de Goertzel, se asemeja más a una teoría que a una propiedad, sin embargo, no podemos asegurar su naturaleza, ya que dicha movilización teórica, no ha terminado de completarse dentro de la comunidad de la biología evolutiva. En especial, con la discusión de la SEE, la cual ha dejado de lado esta propuesta (Bertalanffy, 1950; Drack *et al.*, 2007)

las especies no suele ser tan frecuente como la construcción de nuevos nichos. Para ejemplificar esto, Goertzel expone el estudio de Robert Mac Arthur, en el cual éste observó que diferentes especies de curruacas se distribuían en diferentes alturas de árboles compartidos. Una visión más ecológica, con un ejemplo como la simbiosis entre bacterias de suelo y plantas, muestra cómo la competencia puede ser sobrevalorada en las dinámicas biológicas en las visiones darwiniana y neodarwiniana, ya que ésta suele ser demasiado costosa como solución de conflicto por la existencia. En contra del tercer punto (3), Goertzel considera que no hay forma de probar que la selección natural sea capaz de generar nuevas estructuras, y tampoco la mutación. Ambas parecen no ser adecuadas explicaciones en la generación de estructuras. Aquí, a diferencia de la visión estándar de sistemas complejos, resolvería el problema como un caso de cambio estructural a partir de un cambio en el punto crítico del sistema. Goertzel se declina por la capacidad de aprendizaje que tiene un sistema, el cual hace de la fuerza de la selección natural una más adecuada para su propuesta.

Para Goertzel las mutaciones generadas por la *recombinación V(D)J* en células B pueden describirse como un fenómeno de autoorganización cuántico que introduce inestabilidad en el sistema, a partir del cual se crean nuevas permutaciones de ARNm, que generan diversidad de anticuerpos. La selección en los términos de Goertzel es el fenómeno que garantiza el aprendizaje de los sistemas, y su potencial depende de la complejidad que pueda alcanzar un sistema. Esto puede decirse tanto para un nivel fisiológico como el sistema inmune, como en otros sistemas biológicos.

Si bien la variación puede mirarse como una consecuencia de cambios indeterminados de naturaleza cuántica o como un caos determinista, ambas pertenecen a fenómenos físicos, y ambas son posibles. Con esto Goertzel se contrapone a la visión estándar de la autoorganización, y expande su propuesta, considerando que algunos procesos de autoorganización pueden ocurrir en el desarrollo, aumentando la interactividad de elementos biológicos, lo que permite la generación de nuevos algoritmos que aumentan la complejidad por selección natural.

Finalmente, para robustecer la idea de que la selección natural debe tomar un lugar compartido con la autoorganización, nos dice Goertzel que Lima de Faria considera que aquellas estructuras que han sido encontradas en fósiles que parecen traer dificultades a la existencia de los organismos, como las astas del venado *Megalocerus giganteus* o los dientes de los tigres colmillo de sable (esmilodontes), difícilmente pueden ser explicadas por adecuación. Asimismo, la hipótesis de que las aves tienen colores vivos por acciones de reproducción sexual puede observarse también como una condición de temperatura intertropical, ya que insectos y peces también suelen ser más llamativos en zonas intertropicales, en los cuales no se ha establecido un fenómeno de selección natural darwiniana para todos esos casos.

Goertzel sugiere que el primer caso puede ser entendido como un atractor o condición regular de autoorganización de los elementos biológicos, y en el segundo los colores llamativos de la zona intertropical pueden relacionarse con la temperatura y, por lo tanto, ser causados por procesos de autoorganización. Pero también debido a una selección sexual darwiniana. Éste finaliza:

en la iteración de estos modelos vemos, en forma rudimentaria, aproximadamente la mitad del proceso evolutivo: la generatividad inherente de la dinámica autoorganizada y, por lo demás, compleja. Los biólogos evolutivos se han centrado típicamente en la otra mitad, en la selección natural. Pero para responder, o incluso formular adecuadamente, preguntas generales sobre la evolución, la mayoría de las veces enfrentamos el proceso en su conjunto (Goertzel, 1992).

III

Stuart Newman en su artículo *Self-organization in embryonic development: myth and reality* (2022) y en su entrevista *Physical mechanisms of development and evolution: An interview with Stuart Newman* por Katrina Falkenberg en la página web del proyecto de la SEE (2018) vemos la posición antidarwiniana de Newman.

‘...Creo que los mecanismos darwinianos pueden sostenerse para cambios microevolutivos. Pero para la macroevolución (pasar de unicelulares a multicelulares, o de multicelulares a estructuras alargadas y huecas con segmentos y apéndices, y los motivos correspondientes en plantas multicelulares), no creo que realmente se necesiten mecanismos darwinianos’ (2018).

Newman se decanta por una visión de autoorganización y biología del desarrollo. No obstante, en su artículo intenta resolver la diferencia entre fenómenos de autoorganización y aquellos de biología del desarrollo bajo la preocupación de que aquella noción de la información genética sumió a gran parte de la comunidad biológica durante varios años en una visión genocentrista. Newman quiere evitar esto con respecto a la autoorganización. Visión que, desde su perspectiva, ha intentado dar explicaciones a fenómenos que corresponden a mecanismos de desarrollo.

Para ello, ambos procesos (autoorganización y ontogenia) son diferenciados a partir de que los primeros forman estructuras que deberían emerger de novo de precursores materiales no estructurados mediante efectos conocidos con resultados predecibles, que se pueden apreciar también en la materia no viva, dicho así, *procesos*

físicos genéricos. Mientras los segundos son consecuencia del aprovechamiento del potencial morfológico de un componente complejo que ha evolucionado para desarrollarse de una determinada forma.

Bajo esta condición los procesos físicos de autoorganización son importantes no en el desarrollo de embriones y órganos, sino en el origen de las formas y los patrones de dichas formas. Los cuales se reconocen como propiedades genéricas que se hallan en procesos físicos no vivos. De ahí que aquellos fenómenos en los cuales los organismos parezcan tener autonomía o conductas que dirigen a su propio beneficio no pueden considerarse propios de la autoorganización.

Desde esta perspectiva, los estudios *in vitro* de células embrionarias que muestran conductas fuera del embrión no garantizan que tales procesos sean causa de procesos de autoorganización, sino de su evolución. A pesar de que pueda haber procesos físicos genéricos, estos no pueden tomarse como decisivos en la construcción de la morfología, ya que todo ser vivo es un cúmulo de procesos debido a su historia evolutiva. Newman considera que tales investigaciones por parte de los físicos pueden ser engañosas en su interpretación. De esto se sigue que la diferenciación celular, por ejemplo, no es un fenómeno de autoorganización, ya que los morfógenos conducen a tales rutas de especialización celular. Esto nos hace notar que la imbricación entre ambos procesos es algo parecido a una evolución que se apoya de procesos de autoorganización.

Newman expone tres casos que sirven de ejemplo para aclarar su punto: la configuración de capas embrionarias como un proceso de desarrollo, debido a las diferentes señalizaciones celulares que conducen a la formación del embrión. La segmentación del embrión vertebrado, el cual tampoco parece ser un proceso de autoorganización debido a que las oscilaciones que llevan a dicho patrón no pueden darse fuera de los procesos de embriogénesis. No obstante, en este punto, el patrón dado de la forma de segmentación, si parece tener un origen en fenómenos de autoorganización. Y la esqueletogénesis, proceso que parece derivarse de autoorganización en la deposición de calcio y no así en la forma de la estructura.

De esta manera, la propuesta de Newman parece evocar una retroalimentación entre ambas dimensiones, que llevan a la evolución de los organismos, sin requerir de la selección natural para explicar el origen de las formas y conductas biológicas. Sino más bien, como eventos que van contorneando las fuerzas físicas bajo las fuerzas biológicas del desarrollo.

3.2.7 *La teoría biosemiótica de Sharov*

Finalmente, expongo brevemente la teoría biosemiótica de Shavor para tratar de mostrar parte de la diversidad teórica existente en la biología evolutiva, y sus consecuencias. La biosemiótica como teoría evolutiva, es una que

no se encontraba dentro del debate central de la tradición biológica evolutiva (Sharov, 2016). Aunque sí tuvo un papel importante en la Alemania romántica de sostener al organismo como unidad evolutiva (Baedke, 2019).

Para Sharov, la biosemiótica debe entenderse en primer lugar desde su aspecto constructivista. Como un fenómeno que a partir de su propia relación y autonomía va construyendo su propia identidad dialógica. Frente a la visión darwiniana, el organismo en la biosemiótica es inicialmente activo. Los organismos son entidades que crean significados y, por tanto, la maquinaria involucrada en la interpretación de tales significados. A diferencia de los modelos computacionales en los que se erige la autoorganización desde la teoría de sistemas complejos adaptativos, la biosemiótica considera que tales procesos sólo pueden mantenerse en un nivel molecular. Más allá de tales procesos, los modelos algorítmicos no tienen la capacidad de dar explicación a significados de otro tipo relacional, como pueden ser las dinámicas intracelulares hasta la cultura de diferentes especies. Esto debido a que la agencialidad de los organismos no es computable, en tanto los significados del mundo no están predichos, sino que se construyen en la misma dinámica biológica.

En este sentido, Sharov hace un guiño al efecto Baldwin, el cual considera que los organismos a través del aprendizaje pueden movilizar su propia adaptabilidad. De alguna manera, se contrapone a la noción de organismo que es cambiado en mayor medida por las circunstancias como puede ser para el caso darwiniano y SM. Esta idea se complementa con la biosemiótica de Jacob J. Von Uexküll, en donde *cada animal desarrolla su modelo del ambiente a partir de los objetos y de sus percepciones asociadas a ciertos valores*. Este argumento se vuelve casi imprescindible para sostener una actitud plural. Si bien la biosemiótica puede no tener como objetivo la pluralidad, ésta se vuelve consecuencia de la mirada biosemiótica de Von Uexküll (1982). Ya que supone que las percepciones de cada ser vivo son distintas y construidas y constitutivas de su propia naturaleza de significados. Esto supone que parte de la interacción con el mundo que sostiene la humanidad está restringida a su propia naturaleza biosemiótica, lo cual impide el realismo externalista metafísico, a saber, que la ciencia reconoce la realidad ahí afuera tal cual es. Y no asociada a la experiencia humana. La cual contendría el mismo grado de certeza que la de otra entidad biológica en su propia experiencia de vida (Lombardi & Pérez Ransanz, 2012).

Sharov también menciona a los teóricos de la biosemiótica Von Foerster y Bateson, los cuales trazan su posición constructivista de la mano de la visión de Waddington: ‘Las trayectorias potenciales del desarrollo de un embrión provienen de un paisaje epigenético de valles y crestas que representan tipos de desarrollo o de diferenciación celular’. Esto supone, al igual que con evo-devo y la simbiogénesis, un ascenso al nivel de un programa de investigación, ya que la biosemiótica se vuelve capaz de incorporar diferentes teorías en un marco de interpretación más grande. Esto es muy interesante, ya que nos muestra que los programas que intenta erigir evo-devo de la mano con la epigenética, pueden ser girados, de tal forma que sean vistos como explicaciones subordinadas a la interpretación biosemiótica. Una posibilidad de la capacidad teórica humana en la ciencia:

construir esquemas conceptuales con total o parcial inconmesurabilidad. Luego, de la mano de la epigenética, la biosemiótica de Sharov impide la reducción genetista en la que sí cae, por ejemplo, Barbieri, quien concibe la naturaleza biológica como aquella que depende de los significados e interpretaciones que se dan a niveles genéticos y de los cuales se derivan todos los demás niveles (Barbieri, 2008; Fabris, 2018; Sharov, 2016).

La noción del constructivismo, adicionalmente, puede garantizar la existencia de una teoría como la autoorganización al concebir los elementos de construcción como aquellos que se derivan de los mismo elementos que configuran al organismo. No obstante, también presenta un reto a esta teoría, al mostrar que ciertos elementos de autoorganización no pueden ser computables, debido a que su proceso de construcción es demasiado dinámico. El caso que Sharov expone es el plegamiento de proteínas, el cual, si bien puede entenderse como un fenómeno físico-químico, como propondrían la autoorganización, nuevos elementos detectados como las chaperonas y el cambio de pH en el citoplasma, modifican la forma de comprender la auto-construcción (Glancy *et al.*, 2016; Goertzel, 1992; Sharov, 2016), dónde siempre es necesario reconocer que existen *entidades que reconocen significados y vehículos de significados*. Así la chaperona identifica a la proteína que se está sintetizando, y ésta, entonces, adquiere un significado en correspondencia al tratamiento que recibe de la chaperona. Esto, de alguna manera introduce una dimensión que la autoorganización debe romper, a saber, que *no todos los elementos que conforman el sistema son iguales y que la relación entre estos elementos es distinta en función de la interpretación del signo que estos elementos hacen*. No es igual la forma en la que es interpretada la cadena de aminoácidos primaria, por la chaperona, por ejemplo, que por la enzima. Para cada uno de estos elementos (la chaperona y la enzima), la cadena primaria de aminoácidos tiene diferente naturaleza. Para la primera, posiblemente se trate de moléculas que interactúan al modo de darle forma a esta cadena primaria, mientras que, para la segunda, la enzima, la cadena es un producto de la estereoquímica. Considera Sharov que esto se debe a que hay estados *meta-estables*, los cuales hacen que ciertos procesos ganen independencia entre ellos, generando nuevos elementos de interpretación y significado, en otras palabras nuevas redes semióticas. De esta forma, las emergencias de la autoorganización pasan a ser estados meta-estables que deben su origen a la generación de *redes semióticas*, que en última instancia es lo que se considera desde la biosemiótica como la naturaleza biológica evolutiva: construcción de redes semióticas. Aquí, la tesis de Barbieri se vuelve importante, ya que él muestra que la síntesis de proteínas se puede mirar como un evento de *construcción de significados*.

Sharov expande la visión de Barbieri y, adicionalmente, justifica *la recursividad* del construccionismo de la siguiente manera: la teoría del código biológico de Barbieri no permite integrar otras funciones del organismo desde las redes de multinivel de autoconstrucción, ya que no concibe que los nuevos niveles entran en comunicación con los niveles preexistentes, lo que significa que estas nuevas redes semióticas no se derivan de la

misma naturaleza de los significados a nivel genético. La recursividad aquí ayuda a aumentar las redes semióticas y, por tanto, la complejidad y robustez de la vida.

Sharov propone entonces que la vida puede dividirse en dos momentos. Un primer momento de redes *protosemióticas*, y otro de *eusemiosis*. De la mano del triángulo de Peirce acerca de su propuesta semiótica, Sharov considera que, en un primer momento del origen de la vida en la Tierra, no había signos que pudieran ser reconocidas por agentes, dados que tales objetos orgánicos carecían de la posibilidad de ‘percibir’ a otros objetos y sus propiedades. Simplemente había relaciones, mucho más estocásticas. Aquí, nuevamente, regresamos a una posible participación de la autoorganización, pero sólo a ese nivel. La eusemiosis, por otro lado, supone la presencia de ‘preposiciones’ de segundo orden, en las cuales el signo se vuelve dependiente de los interpretantes. Por ejemplo, en la detección de la glucosa por bacterias. Este nivel, que también puede considerarse molecular, entra en la categoría de eusemiosis.

Aquí otra división para la biosemiótica: los signos pueden ser materiales cuando se tratan de vehículos, digamos neurotransmisores o la glucosa, o bien ideales, cuando hablamos de agentes. Estos últimos producen, perciben e interpretan signos a su vez, como es el caso de una célula. Los cuales tienen como característica principal generar estados meta-estables que pueden mantenerse en el tiempo. En la fase protosemiótica diríamos que el nivel genético, si bien puede mantenerse estable, éste no puede generar beneficios hacia su propia conservación, ni generar redes semióticas. De ahí, que el surgimiento de mecanismos epigenéticos se vuelve relevante para la construcción de signos. Esto, nos regresa a la tesis de Jablonka, al respecto de que la genética está subordinada a los mecanismos epigenéticos, los cuales movilizan al genoma, a modo de herramienta de conservación de la información biológica (Jablonka, 2017). En la fase protosemiótica, los arreglos son sólo corregidos genéticamente, luego estos pueden fallar en producir efectos benéficos. Esta limitación queda superada por mecanismos epigenéticos que permiten la re-significación, memoria y aprendizaje adaptativo. La fase II (eusemiótica) genera ‘órganos que permiten integrar señales entrantes en categorías significativas que representan objetos y situaciones reales’ (Sharov, 2016). Bajo el marco de la biosemiótica presentada por Sharov, la SN es generadora de redes biosemióticas. En un buen guiño hacia el darwinismo, pero a su vez en un movimiento plural. Sharov nos menciona que tales redes biosemióticas evolucionan a través de módulos, de los cuales se pueden improvisar nuevas redes semióticas. Es a través de la generación de multiniveles por recursividad que se pueden crear nuevas redes semióticas que corren dentro y entre niveles. En este punto parece que las fuerzas de la complejidad y la simplicidad se relacionan con la SN y los procesos del desarrollo, en donde la modularidad es una propiedad de simplicidad, estableciendo así nuevas organizaciones y comunicación entre niveles y el aumento de redes semióticas como condición de la evolución y su aumento en la diversidad por SN (Beatty, 2019; Hall, 2003).

Sharov considera que un ejemplo de ‘construcción’ de redes semióticas lo observamos en la evolución de materiales para la relación de signos como los órganos efectores y de respuesta de signos, procesadores de información de tales signos y sensores de percepción. Y la replicación y/o modificación de la memoria y la heredabilidad como ejemplo de modularidad.

La generación de redes semióticas también trae como consecuencia la posibilidad de preservar la variabilidad genética, la cual parece ser muy útil ante cambios ambientales abruptos. Esto ocasiona, según Sharov, que la vida parezca hecha a base de ‘genes egoístas’, y no sobre las redes semióticas en sí. Luego, éste finaliza:

Las redes semióticas multinivel son necesarias para soportar la plasticidad, robustez y evolucionabilidad de los organismos (Sharov, 2016).

3.3 Conclusión breve del capítulo

En este capítulo he tratado de mostrar que los diferentes esquemas teóricos evolutivos en la contemporaneidad ofrecen distintas herramientas conceptuales capaces de reconocer diversos aspectos de los fenómenos evolutivos. También que su diversidad revela inconmesurabilidad parcial, por lo que una síntesis implica necesariamente modificaciones en las asunciones de fondo que soportan a tales teorías. Asimismo, algunas teorías con un alcance mayor y una ambición globalizadora pueden formar sistemas de pensamiento más grande, a modo de programas de investigación.

La genética de poblaciones nos muestra cómo el programa de la Síntesis Moderna fue efectivo en permitir la fructificación de su teoría pionera. A su vez, observamos cómo diferentes teorías y modelos pudieron surgir al interior de dicha teoría, generando una diversidad conceptual interna, resultado de los primeros planteamientos de la SM.

También notamos que propuestas como evo-devo y autoorganización también buscan, en su corriente más radical, ser un programa de investigación en el cual se renuncia por completo a la noción creativa de la selección natural, como es el caso de Stuart Newman (2022). No obstante, una rama más atemperada como la que dialoga con la SEE permite la introducción de la selección natural en diálogo con la construcción de nicho y los diferentes elementos fisiológicos, como la plasticidad y herencia epigenética. Esta última visión de la selección natural es la que defenderán Laland y colegas, por lo que no se considera a sí misma un cambio de paradigma al estilo kuhniano. Sólo recordemos que dichos cambios, fueron descritos por Kuhn, como cambios con cierta discontinuidad teórica. No obstante, algunos autores, han mostrado que puede haber cambios científicos diferentes al modelo clásico de Kuhn (Laudan, 1980). Más adelante ahondaré en la estructura meta-teórica de la

SEE. Por ahora podemos decir que la capacidad de los organismos para modificarse, así como la noción del individuo como agente de evolución, son dos nociones nucleares en la SEE.

Esto último ocasiona que la SEE se distancie de otras teorías evolutivas de vanguardia como la simbiogénesis, la cual considera al holobionte como el agente evolutivo, y a la comunicación e integración entre organismos, como el evento generador de nuevas entidades biológicas, realizando así una separación de inconmesurabilidad ontológica con respecto a la SEE, SM/TES y las tradiciones evolutivas contemporáneas a Darwin, basadas en el individuo como agente de evolución.

Asimismo, expuse que desde la perspectiva de autoorganización estándar la SN no se considera una fuerza creativa. Aquí, parte de la tradición darwiniana y evolutiva, nos muestra que teorías con otras tradiciones como la teoría de sistemas, pueden no ser bien recibidas o integradas a las consideraciones más importantes de la biología evolutiva. En cierto sentido, podemos notar que esto es consecuencia de una escasa mirada plural, y que depende, igualmente, de una tradición biológica basada en el trabajo de Darwin, y que la SEE, no deja completamente de lado. De hecho, la versión fuerte de evo-devo y de la autoorganización, son mucho más parecidas entre sí, que con la tradición darwiniana desde perspectivas como las de Newman.

No obstante, la propuesta de Groetzel, nos muestra una visión de la autoorganización mucho más cercana a la selección darwiniana, sin por ello, darle el papel hegemónico que ha tenido la selección darwiniana cuando trata de explicar fenómenos evolutivos. Groetzel considera que la creatividad de la mutación de la SM no parece dar mayor explicación a la naturaleza de la creación de variaciones exitosas, por lo que se distancia fuertemente de esta visión.

Otro distanciamiento con la tradición evolutiva lo encontramos en la biosemiótica. Si bien esta teoría no era muy reconocida como una teoría evolutiva, hemos visto que la propuesta de Sharov es capaz de resolver diferentes temas evolutivos desde una perspectiva de signos e interpretantes. Esta visión considera que la evolución se debe principalmente a ciclos de interpretación que generan nuevas redes semióticas, las cuales dan mayor estabilidad y biodiversidad a la vida. Luego, la selección natural darwiniana pertenece a uno de los tantos fenómenos de interacción biológica.

Capítulo 3

4. Un diálogo crítico entre la pluralidad teórica y la Síntesis Evolutiva Extendida

4.1 Propuestas meta-teóricas de la Síntesis Evolutiva Extendida de Pigliucci, Müller, Kutschera y Nicklas, y Laland y colegas.

La propuesta de la Síntesis Evolutiva Extendida (SEE) tiene raigambre desde las precisiones o críticas de Conrad Hal Waddington a la teoría sintética que se estaba gestando en su tiempo (Waddington, 1961 & 1968). Posteriormente en la segunda mitad del S. XX hubo más enunciaciones y críticas, entre las que destacan las de autorías como Stephen J Gould, Niles Eldredge, Richard Levins y Richard Lewontin (Gould & Lewontin, 1979; Levins & Lewontin, 1985; Gould, 1989; Eldredge & Gould, 1997, Lewontin, 2000). En la primera década de este siglo Massimo Pigliucci (2007) y Gerd Müller (2007), cada uno en diferente artículo llaman a una extensión de teoría sintética. Esta nueva oleada de discusiones teóricas continúa vigente después de 15 años. Entre los personajes más representativos que defienden actualmente una extensión de la teoría sintética o en su defecto consideran que ésta está incompleta tenemos a Kevin N. Laland, Tobias Uller, Marcus W. Feldman, Kim Sterenly, Gerd B. Müller, Eva Jablonka y John Odling Smee (Laland *et al.*, 2015). El programa de investigación tiene su propia página web dónde se puede encontrar con facilidad las asunciones de fondo, conceptos clave, líneas de investigación y predicciones de ésta en comparación con la teoría sintética. El artículo *The extended evolutionary synthesis: Its structure, assumptions and predictions* del 2015 hasta ahora continúa siendo el artículo más acabado de una propuesta *estructural teórica-conceptual explicativa e integrada*.

La propuesta de Pigliucci inicialmente destacaba las nuevas áreas de la biología evolutiva que se integran a la gran tradición evolutiva iniciada por el núcleo darwinista; selección natural y descendencia común, reformulado con la Síntesis moderna (2009). (Figura 1). La propuesta de Pigliucci no planteaba cual sería la relación

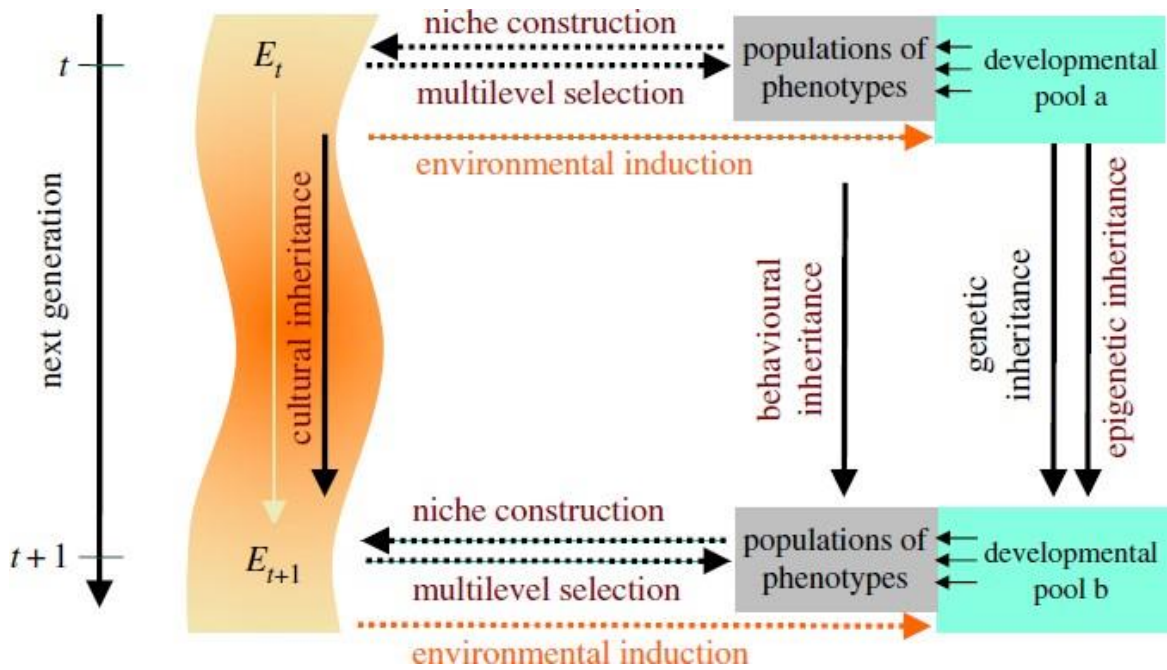


Figura 2. Estructura conceptual de la EES propuesta por Müller. La herencia cultural, conductual, genética y epigenética operan en diferentes niveles de organización. La relación entre los niveles de organización, se conectan a partir de la construcción de nicho, selección multinivel y la inducción ambiental (Müller, 2017).

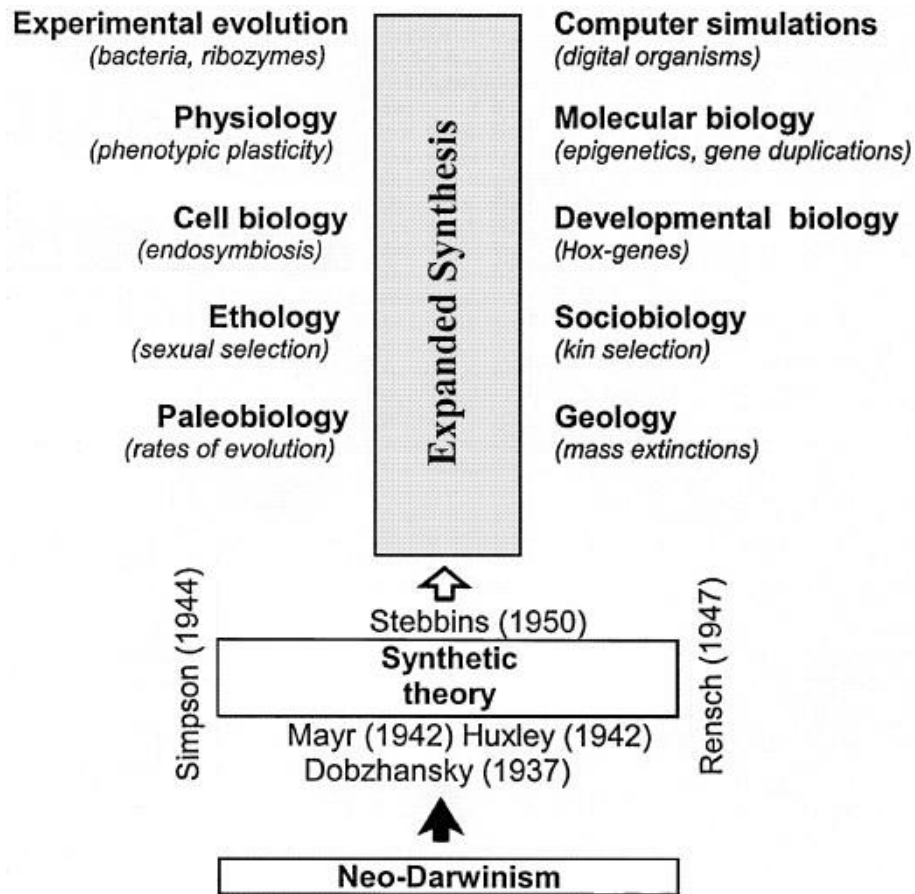


Figura 3. Propuesta descriptiva disciplinar y conceptual de la EES por Kutschera y Niklas en su artículo *The modern theory of biological evolution: an expanded synthesis* (2004). Kutschera y Niklas describen que después del neo-darwinismo y la teoría sintética, la expansión de la síntesis permitió la participación de diferentes disciplinas a través de diferentes modelos, tales como: Extinción de masas en Geología, tasas de evolución en Paleobiología, selección en grupo por la Sociobiología, selección sexual por la Etología, genes Hox en Biología del desarrollo, Epigenética y duplicación genética en la Biología molecular, organismos digitales en simulaciones computacionales, endosimbiosis en Biología celular, plasticidad fenotípica en Fisiología, y bacterias y ribosomas en evolución experimental.

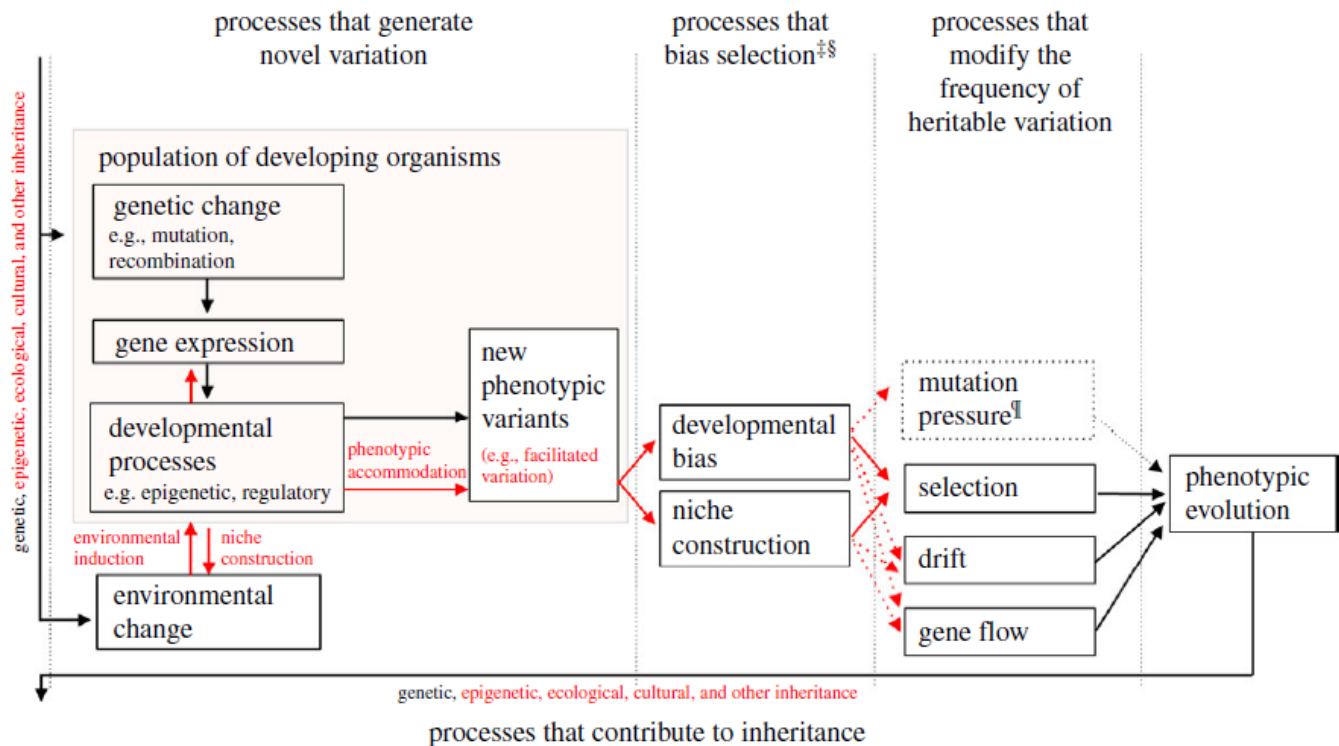


Figura 4. Propuesta de Laland y colegas acerca de la estructura conceptual de la EES. En la propuesta se muestra que la evolución tiene tres pasos: Los procesos de generación de variación novedosa, los procesos de selección sesgada y los procesos que modifican la frecuencia de la variación heredable. Una vez trazadas las tres fases evolutivas, resulta la evolución del fenotipo de la nueva generación, cambios vuelven a someterse a los tres procesos a través de su descendencia, repitiendo el ciclo (Laland *et al.* 2015).

Quizá la propuesta de Müller ha sido la que más se ha acercado, posterior a la de Laland y colegas, en generar una estructura conceptual explicativa a manera de integración de los fenómenos reconocidos por las teorías y modelos aceptados en la SEE. No obstante, este autor no hace una explicitación de los conceptos de las teorías/modelos evolutivos, sino que toma fenómenos enunciados por éstas y realiza una única estructura conceptual para explicar la evolución general de los seres vivos. Diríamos que la propuesta cumple con la descripción de una síntesis: Un tipo de integración de teorías y sus modelos que producen un nuevo marco explicativo.

En cambio, la propuesta de Laland y colegas hace uso de los conceptos y teorías/modelos que se busca ser integrados para generar el marco explicativo amplio de la SEE. El resultado de ello es una superestructura conceptual cíclica que marca un correlato evolutivo para todos los seres vivos. Tal superestructura es el resultado de generar un esquema de tres subprocesos (procesos de generación de variación novedosa, de selección sesgada y aquellos que modifican la frecuencia de la variación heredable), en los cuales las diferentes teorías/modelos se ajustan, fragmentan y unen.

Independientemente de las condiciones sociales, científicas y filosóficas que han llevado a que dicha propuesta sea la más atendida por la comunidad, se puede afirmar que es la estructura definida más explícita para la SEE.

Laland y colegas hacen un correlato que llaman ‘procesos que contribuyen a la herencia’, al los cuales abreviaremos como PCH, estos procesos se dividen en tres subprocesos; procesos de generación de variación novedosa, procesos de selección sesgada y aquellos que modifican la frecuencia de la variación heredable. Para fines prácticos subprocesos 1, 2 y 3 (Subpr 1, 2 y 3). La primera fase del correlato (Subpr 1), hace alusión a todos los fenómenos en los cuales se genera la variación necesaria para dar origen a la biodiversidad, en la segunda fase (Subpr 2); qué dirige o impulsa a que ciertas variaciones construyan un ser biológicamente integral y, la última fase (Subpr 3) apela a las fuerzas naturales-biológicas que definirán la permanencia, distribución e interacción de los organismos. Ésta últimas campo de investigación de la ‘visión tradicional’ (Laland *et al.*, 2015).

El primer movimiento consiste en dividir las ‘fuerzas evolutivas’ a las que apela la genética de poblaciones en parte de los Subpr 1 y Subpr 3. En los primeros dejando mutación y recombinación, y en los últimos selección natural, migración y deriva génica. Esta selección natural, entendida como selección natural negativa, es decir, aquella que elimina a los organismos que no son viables en la dinámica biológica. Así, la mutación, quedaría como un impulsor de la variación, y no como un fenómeno que impulsa a la evolución. Esto es relevante ya que desde la perspectiva de la SEE la variación es originada por la relación genotipo y ambiente, y es en todo caso la plasticidad fenotípica dónde ocurre la variación seleccionable. Luego, puede la variación comenzar en el fenotipo y no necesariamente en el genotipo, aunque ello no implica que no sería necesario un respaldo genético que estabilice dicho fenotipo. E igual, si una mutación surge sin que haya una inducción ambiental, esta es amortiguada por los sistemas de desarrollo, por lo que una mutación al azar no tiene valor alguno, sino es dentro del contexto de la red genética.

En los Subpr 1 ‘la población de organismos en desarrollo’ implica variaciones fenotípicas poblacionales debido a la inducción ambiental sobre los individuos de una misma población. La expresión genética, entendida únicamente como transcripción sin elementos de regulación, es intermediada por los mecanismos del desarrollo, estos son epigenéticos a nivel molecular. Observamos que Evo-Devo incluye Subpr 1 y 2. En los primeros a partir de regular la comunicación entre el ambiente en el que se desarrolla el organismo, el nicho que hereda y los estados fisiológicos internos, esto es plasticidad del desarrollo. En los segundos se enfoca en el sesgo de la variación fenotípica apoyada por los mecanismos del desarrollo: sesgo del desarrollo.

Las modificaciones en el desarrollo embrionario, que formarían parte de la plasticidad fenotípica, como la modificación epigenética son influenciadas por cambios ambientales a través de la construcción de nicho y la influencia ambiental directa. Esto supone al menos tres movimientos; 1. Ubicar a Evo-devo en dos fases del correlato evolutivo (Subpr 1 y 2); 2. Doble papel de la plasticidad fenotípica como origen de la variación y cómo

objeto de la selección, mutación, deriva y migración (Subpr 1 y 3); 3. construcción como ambiente heredado por los ancestros y objeto de cambio por la actividad biológica (Subpr 1 y 2).

En los Subpr 2 interviene el desarrollo sesgado y la construcción de nicho. En esta parte podemos notar que Evo-Devo además de estar situado en los Subpr 1 y 2 se le adhiere los fenómenos que sesgan la selección. Laland y colegas hacen la siguiente precisión: 'En la SEE, esta categoría de procesos a menudo deberá ampliarse para abarcar procesos que modifican las frecuencias de otros recursos hereditarios. El sesgo de desarrollo y la construcción de nichos también pueden afectar otros procesos evolutivos, como la mutación, la deriva y el flujo génico' (2015). Esto es parte de la síntesis ecológica y del desarrollo en la SEE: Eco-Evo-Devo. La idea de causalidad recíproca donde el proceso embrionario por sus misma plasticidad y sensibilidad al medio externo posibilita y determina las estructuras biológicas capaces de adaptarse al ambiente y este ambiente a su vez es intervenido por el organismo en su propia experiencia de vida. Si bien, Eco-Devo puede considerarse una teoría internalista (que trata sobre los procesos internos del organismo) entra en comunicación con una teoría mucho más externalista (fenómenos que acontecen e intervienen en la vida del organismo) a través de la consideración del organismo como uno de tipo agencial.

Aquí, podemos agregar una cosa más. La selección natural positiva invocada por la TES para dar cuenta de la generación de características funcionales en los seres vivos, y de nuevas formas biológicas, queda superpuesta en los Subpr 2. Si bien, la selección natural positiva no explicitaba los mecanismos que implicaban tales direcciones en pos de estructuras estables y funcionales, sí mostraba que el ambiente podía ir, en interrelación constante con el ser vivo, generando nuevas formas biológicas, a lo que los Subpr 2 aluden como sesgo de selección y que clarifican o especifican en las formas de desarrollo sesgado y plasticidad fenotípica. Luego, la selección natural positiva como concepto es transformada en la SEE y expandida a diferentes niveles de organización.

Finalmente, en los Subpr 3 como hemos mencionado anteriormente, aparecen los conceptos de fuerzas evolutivas de la genética de poblaciones: Mutación, migración, deriva génica y selección natural (negativa). Fenómenos que determinan la persistencia y extinciones de los seres vivos, los cuales contribuyen a la siguiente generación, la cual estará influida nuevamente por los otro dos Subpr anteriores. Mutación se puede entender en dos sentidos: En uno más puntual dentro de la secuencia genética indicada en los Subpr 1, esta sesgada o amortiguada por la plasticidad del desarrollo, y una como persistente en una población, dentro de los Subpr 3. El acercamiento desde la autoorganización nos dice que las mutaciones pueden ser de gran escala y, por tanto, impactar sobre todo el sistema. Pero también nos muestra que hay estados estables posibles en las estructuras biológicas lo que conduce rápidamente a una adaptación al ambiente. Desde cierta arista la autoorganización no requiere de la SN como *explanans* de la evolución.

En una lectura rápida de la propuesta de Laland, parece implicarse que la unidad básica de la evolución es el organismo a través de sus propiedades de evolucionabilidad a un nivel poblacional por un ambiente compartido. Ahora bien, aunque la SEE se pronuncia incluyente y no en contra de la TES, las asunciones de fondo sobre la direccionalidad de la variación fenotípica y su remarcada agencialidad en la construcción de nicho, no permite que pueda haber una síntesis sin que las asunciones de la TES cambien y ello no es posible, ya que ésta apela a una variación intrapoblacional diminuta, abundante y al azar como objeto de SN. Debemos reconocer que la SEE si bien no está generando una revolución de la magnitud que tuvo la teoría evolutiva frente al pensamiento transformacionista en el S. XIX, si implica modificación en algunos aspectos de la teoría actual, y no sólo precisiones como consideran los defensores de la SET.

5. Discusión general

Comparación de las asunciones de fondo entre los diferentes marcos teóricos evolutivos

Si hasta ahora he logrado mi cometido, en el primer capítulo mostré que los marcos conceptuales se asientan en asunciones de fondo que les dan su soporte y no en su correlación con la verdad. Además, las teorías tienen la capacidad como instrumentos epistemológicos de permitirnos indagar en parcialidades del mundo, y son limitadas en sí. Este acceso, no tiene que ver tanto con que sean verdaderas y universales como el hecho de que son instrumentos relacionales humanos que nos permiten reconocer e indagar el mundo desde enfoques particulares. El hecho de que pueda parecer que algunas teorías se contraponen a sí mismas, tiene que ver más con los marcos conceptuales en las que éstas están estructuradas en relación con el mundo. Ahora, bien, la relativización no es total, si reconocemos que los marcos teóricos nos permiten relacionarlos con el mundo, y qué en la medida que su coherencia y adecuación empírica sea elevada estos nos permiten aumentar nuestra comprensión de nosotros mismos y el entorno que nos rodea. Los marcos teóricos aquí expuestos cumplen con estos requisitos mínimos y ello soporta su viabilidad y eficacia para la indagación científica ¿de qué consta la coherencia y la adecuación empírica en una teoría? Aunque esta no es la tesis para hacer la reconstrucción filosófica de estos dos conceptos en la filosofía de la ciencia. Podemos sugerir que coherencia es la propiedad de una teoría de no tener contradicciones internas, mientras que la adecuación empírica es que los productos de dicha teoría se relacionan con nuestra experiencia del mundo (Hempel, 1979; Olivé, 1988; Olivé & Pérez Ransanz, 1989; Van Frassen, 1996; Chang, 2012). Algunas personas podrían sugerir que el realismo es importante para saber si realmente estamos llegando a conclusiones acerca del mundo y no son meras suposiciones o

especulaciones sin respaldo más allá de nuestra subjetividad. Para sostener una pluralidad teórica no es necesario tomar la vía realista, pero efectivamente una posición realista puede brindar más apoyo. En esta tesis expuse las propuestas de Leon Olivé (1988) y la de Karen Barad (1996) que nos permiten fortalecer el pluralismo teórico. El primero nos habla de una ciencia con teorías que implementan modelos. Tales modelos son más o menos precisos para indagar el mundo. Dicha precisión se debe a que ganamos acceso epistémico al mundo, a la realidad de éste, por lo tanto, una diversidad de teorías con sus modelos nos permite investigar desde diferentes enfoques. Karen Barad nos menciona que sí hay una realidad con la cual dialogamos, el conflicto de si la realidad es subjetiva u objetiva, se elimina de esta manera. Ya que se acepta una realidad, pero no una experiencia total de ésta, sino desde nuestra interacción o punto de vista (standpoint theory) (Anderson, 2020). Así, los fenómenos son el producto de nuestra interacción con el mundo desde nuestros marcos teóricos, y son el objeto de estudio de las ciencias.

Por otro lado, he sostenido que la posición plural, es una posición virtuosa en la ciencia y la filosofía, lo que implica, además, una forma de actuar en el mundo a nivel ético. Ya que dicha posición promueve la democracia científica, en el sentido de que da cavidad a que diferentes grupos de investigación y comunidades científicas puedan participar desde sus diferentes propuestas de estudio (Longino, 2002; Kitcher, 2011). Como he mencionado en el primer capítulo, una posición plural no se opone a la realización de una síntesis. Se reconoce que parte de las virtudes de las síntesis es poder dar un cuerpo teórico sólido a una disciplina. El sentido del pluralismo no va de negar propuesta como de negar la posibilidad de hegemonizar y eliminar propuestas con la idea de que una de ellas es la mejor opción. Ya que eso atenta con la diversidad conceptual dentro de la disciplina. Asimismo, no debe confundirse el pluralismo de marcos teóricos con apelar a multicausalidades de los fenómenos evolutivos. Ambas ideas no son contrarias, pero no hablan de los mismo. Pensar en multicausalidad, no necesariamente va a favor de invocar varios marcos teóricos. Es cierto que una pluralidad de marcos teóricos consideraría por omisión la presencia de multicausalidades en los fenómenos evolutivos, los cuales son invocados por uno o diferentes marcos teóricos⁴⁷.

Argumente qué la incapacidad de una síntesis y cualquier teoría de describir y comprender toda una realidad es que es ciego a que es un punto de vista, y ningún punto de partida teórico es neutro en realidad, sino que se sitúa desde ciertas asunciones de fondo, esto es *carga teórica* (Hanson, 1985). Por otro lado, una síntesis por omisión implica variar los términos y crear una red conceptual más común, y ello en sí modifica las teorías y modelos previos a su síntesis. De esto se sigue una pérdida del significado anterior para futuras investigaciones,

⁴⁷ Perspectivas pluralistas de enfoque causal las encontramos en *Explanatory Pluralism in Evolutionary Biology* (Sterenly, 1996), *A Theory of Biological Relativity: No Priviledge Leve lof Causation* (Noble, 2012), *Plurality of Evolutionary Wordlviews* (Gontier, 2021).

lo que elimina parte de la diversidad teórica de la disciplina (Feyerabend, 1962, 1993). Las teorías originales no deberían de ser abandonadas por razones de síntesis, como si tuvieran menos peso científico o menos capacidad de darnos acceso epistémico por no estar integradas en un marco teórico común.

Algunos(as) científicos(as) como Susan Oyama, Paul E. Griffiths, Russell D. Gray, Alan Love, Laura Nuño de la Rosa, Gerd B. Muller, entre otros, consideran que la Evo-Devo plantea un espacio de diálogo de disciplinas sin que haya realmente una teoría (Oyama *et al.*, 2001; Nuño de la Rosa, 2017; Love, 2013; Nuño de la Rosa & Müller, 2021). En parte se sugiere que la idea de una teoría no se ajusta a la naturaleza actual de la biología evolutiva con diferentes enfoques. No obstante, debemos tener presente que es ingenuo considerar que el espacio es en sí neutro o el mejor para poner en diálogo disciplinas. Si bien, la propuesta parece abordar el problema desde un piso común de intercambio pero no demarcador, no deja de ser una especie de programa de investigación más difuso y plástico. Y esto, nos devuelve al problema de que marcos teóricos que no se ajusten o utilicen un vocablo que no sea traducible a la perspectiva de Evo-Devo quedarían marginados, al igual que ocurre cuando una perspectiva se erige. Incluso si ésta es flexible y poco delimitada, no deja de ser un punto de vista. Para garantizar que el punto de vista no se convierta en un dogma, es necesario que haya otros que dialoguen o contrasten con dicho punto de vista (Feyerabend, 1993).

Aquí no se estamos profundizando en el carácter ontológico de la evolución, sin embargo, me inclino por una idea de la realidad compleja e irreductible al lenguaje y/o a los conceptos por omisión. De tal caso, que una diversidad de marcos teóricos es mucho más eficaz para aumentar nuestro acceso epistémico que un marco teórico hegemónico (Cartwright, 1999; Lombardi & Pérez Ransanz, 2012; Dupré & Nicholson, 2018).

Aquí lo que vale la pena proponer, es que cambiar de un marco teórico a otro nos brinda la capacidad de realizar un cambio gestáltico como Kuhn había mencionado al respecto de los cambios de paradigma, pero sin tener que recurrir a un evento social e histórico (Hanson, 1985). Sino a una capacidad que puede realizarse en un solo momento temporal, es decir, que es posible que pasemos a observar de un marco conceptual a otro sin tener un arraigo a estos y, por tanto, hacerlo a conveniencia del problema del que estemos tratando (Goodman, 1978). Esto posibilita que más que las personas se identifiquen fuertemente con un marco conceptual, tengan la ligereza para moverse entre marcos conceptuales. Si esto es mucho decir, basta con considerar que se puede aceptar que cada comunidad indaga desde cierta cosmovisión ayuda en nuestra comprensión del mundo y nuestra experiencia en él.

La complejidad teórica deviene de la diversidad de las comunidades científicas, pero también de la diversidad a su interior (Longino, 1990; Knorr, 1991). Esto lo hemos notado para el caso de la autoorganización, en la cual hay diferentes posiciones dependiendo la visión del sujeto científico. Y es así, para casi todo marco teórico. Se ha considerado en el pasado que si todas las personas se ponen de acuerdo en un punto eso es

beneficioso, sin embargo, eso no elimina la posibilidad de que también sea beneficioso que no sea así. Ya que como han argumentado otros filósofos eso atenta contra la creatividad científica, la cual es base para la construcción epistemológica, metodológica y ontológica de la ciencia.

En resumen, cada marco conceptual se posiciona desde diferentes asunciones que le permiten su operatividad y que, por tanto, las hacen eficientes. Expongo entonces un cuadro comparativo de las asunciones y estructuras meta-teóricas de los marcos conceptuales expuesto en el capítulo anterior (tabla 1).

	¿Qué evoluciona?	Elementos importantes en la explicación evolutiva	A qué se deben las novedades	Posición frente a la microevolución y macroevolución	Dónde radica la información biológica relevante para la evolución	Posición o papel ante la SN
Genética de poblaciones	Poblaciones-Especies	Azar y SN	Mutaciones al azar que generan genotipos que expresan fenotipos exitosos (reproducción y supervivencia)	Cambios a nivel microevolutivo generan cambios a nivel macroevolutivo	En los genes y se hereda verticalmente	Fuerza generadora de adaptaciones a partir de la selección de fenotipos, provenientes de mutación al azar y recombinación
Evo-Devo	Organismo-poblaciones-especies-unidades taxonómicas por encima de especie	Mecanismos del desarrollo (e.g. heterotopia y heterocronía)	Los mecanismos del desarrollo frente a cambios internos (genéticos) y externos (ambientales).	Los cambios macroevolutivos y microevolutivos son distintos y ambos son productos de cambios en los procesos de desarrollo	En los genes y en los sistemas epigenéticos.	Determina si un organismo perdura o se elimina
Construcción de nicho	Poblaciones-Especies	Herencia y construcción de nicho.	Las acciones de los organismos modifican los factores externos que a su vez afectan la vida.	Cambios microevolutivos y macroevolutivos son dados por causalidad recíproca	En los nichos y se hereda a todos las generaciones que comparten el hábitat.	Cambia con respecto a las consecuencias de las acciones de los organismos en el entorno
Simbiogénesis	Holobiontes	Metabolismo y relaciones simbióticas	Metabolismo y relaciones simbióticas	Cambios importantes macroevolutivos en la historia de la vida han sido simbiogénicos	Información horizontal multinivel que modifica las relaciones metabólicas simbióticas	No tiene gran relevancia más que como condición del entorno
Autoorganización (visión clásica)	Sistema	Relación entre los elementos del sistema	Al cambio en la relación entre los elementos dentro de un sistema	Cambios en las relaciones de los elementos que generen puntos críticos, o de inestabilidad, pueden conducir a nuevos atractores o cambios macroevolutivos.	En la relación entre los elementos del sistema.	Permite el ajuste del sistema al entorno
Autoorganización (visión Goertzel)	Sistema	Relación entre los elementos del sistema y SN	Cambios en la relación de los elementos del sistema por SN	Cambios en las relaciones de los elementos guiadas por la selección natural conducen a cambios en el sistema.	En la relación entre los elementos del sistema.	Importante en la construcción del sistema a través de la conducción de las relaciones entre los elementos
Autoorganización (visión Newman)	Sistema-organismo	Procesos genéricos físico y del desarrollo	Al aprovechamiento de los procesos genéricos por los del desarrollo	Modificaciones en el desarrollo lleva a cambios macroevolutivos	En los procesos embriológicos evolutivos	Determina si se mantienen las novedades de los procesos de desarrollo.
Biosemiótica	Redes semióticas	Significación, interpretación y redes multinivel	Construcción y recursividad de las redes semióticas	Cambios en las redes semióticas y su relación multinivel conduce a eventos micro y macroevolutivos	En la relación entre significantes e interpretantes, es decir, en las redes semióticas	Fuerza que permite la construcción de sistemas meta-estables.
Síntesis Evolutiva Extendida	Organismo-poblaciones-especies-unidades taxonómicas por encima de especie	Agencialidad y evolucionabilidad	Plasticidad fenotípica, selección, sistemas epigenéticos y mecanismos del desarrollo	A través de cambios en los procesos de desarrollo puede haber eventos macroevolutivos	En los genes y en la regulación de estos por sistemas epigenéticos	El ambiente tiene un doble papel, inductor de variación y selectivo. A su vez el ambiente puede ser modificado por los organismos.

Tabla 1. Asunciones de fondo y elementos teóricos base de los marcos teóricos evolutivos aquí expuestos (cap. 2).

La tabla compara los aspectos más destacables que dan cuerpo a los marcos teóricos; qué evoluciona, elementos que son considerados fundamentales en la generación de la evolución, a qué se deben las novedades evolutivas, cómo se considera la evolución micro y macro, dónde radica la información relevante para la evolución y su posición frente a la Selección Natural o dónde sitúan su acción. Podemos ver cómo desde cada uno de estos marcos, estos seis aspectos cambian su enfoque. Incluyo aquí cómo la SEE, tiene igualmente su propias asunciones y fundamentos que le dan su cuerpo teórico. La finalidad de esta tabla es mostrar algunas diferencias entre algunos marcos teóricos evolutivos.

6. Conclusión general

Mantener una diversidad teórica en la biología evolutiva es importante para poder aumentar la capacidad explicativa de dicha disciplina. Dado que las teorías son instrumentos conceptuales que nos permiten relacionarnos con nuestro(s) fenómenos de estudio, tener una diversidad de marcos conceptuales que se asienten en evidencias y den cuenta de diferentes condiciones de la evolución es viable para la disciplina.

Adicionalmente la posición plural nos permite promover la participación de las diferentes comunidades científicas al interior de la disciplina y no colapsar dicha diversidad. Asimismo, promover que existan diferentes marcos evolutivos no se contrapone a la generación de una síntesis, pero sí a su hegemonía dentro de la disciplina. Para ello es clave notar que una síntesis modifica los significados de los conceptos y reestructura la red conceptual de las teorías originales, generando una pérdida de tales significados y estructuras que dan otros enfoques o matices en las explicaciones evolutivas. Para ello, mantener una síntesis y las teorías originales resulta ser mucho más beneficioso que mantener sólo una nueva síntesis.

Tener diferentes marcos teóricos, está ligado a aumentar nuestra capacidad para aceptar, primero la diversidad de estos, y segundo la facultad de cambiar de perspectiva teórica (cambio gestáltico) a razón del problema a investigar. Esto abona a una comprensión mayor del fenómeno evolutivo, que el arraigo a una perspectiva teórica como única posible de explicación científica.

Referencias

1. Aanen DK, Eggleton P. (2017) Symbiogenesis: Beyond the endosymbiosis theory? *Journal of Theoretical Biology*. 434:99-103. DOI: 10.1016/j.jtbi.2017.08.001. PMID: 28826970.
2. Abouheif, E., Favé, M.-J., Ibararán-Viniegra, A. S., Lesoway, M. P., Rafiqi, A. M., & Rajakumar, R. (2014). Eco-Evo-Devo: The Time Has Come BT - *Ecological Genomics: Ecology and the Evolution of Genes and Genomes*. C. R. Landry & N. Aubin-Horth (eds.); pp. 107– 125). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-007-7347-9_6
3. Arnold, M. L. (2004). Transfer and Origin of Adaptations through Natural Hybridization: Were Anderson and Stebbins Right? *The Plant Cell*, 16(3), 562. <https://doi.org/10.1105/TPC.HISTPERSP>
4. Baedke, J. (2019). O Organism, Where Art Thou? Old and New Challenges for Organism-Centered Biology. *J Hist Biol*, 52(2), 293–324. <https://doi.org/10.1007/s10739-018-9549-4>
5. Baines, J. F., Das, A., Mousset, S., & Stephan, W. (2004). The role of natural selection in genetic differentiation of worldwide populations of *Drosophila ananassae*. *Genetics*, 168(4), 1987–1998. <https://doi.org/10.1534/genetics.104.027482>
6. Barad, K. (1996). Meeting the Universe Halfway: Realism and Social Constructivism without Contradiction. In L. Hackinson & J. Nelson (eds.), *Feminism, Science, and the philosophy of science* (161-194). Kluwer Academic Publishers.
7. Barbieri, M. (2008). Biosemiotics: A new understanding of life. *Naturwissenschaften*, 95(7), 577–599. <https://doi.org/10.1007/S00114-008-0368-X>
8. Barnes, S. (1985). *El problema del conocimiento, la explicación social del conocimiento*. UNAM.
9. Barton, N. H. (2001). The role of hybridization in evolution. *Molecular Ecology*, 10(3), 551– 568. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2001.01216.x>
10. Bertalanffy, K.L.V. (1950). The theory of open systems in physics and biology. *Science*, 111(2872), 23– 29. <https://doi.org/10.1126/SCIENCE.111.2872.23>
11. Bloor, D. (1985). *El programa fuerte en sociología del conocimiento, la explicación social del conocimiento*. UNAM.
12. Bódi, Z., Farkas, Z., Nevozhay, D., Kalapis, D., Lázár, V., Csörgő, B., Nyerges, Á., Szamecz, B., Fekete, G., Papp, B., Araújo, H., Oliveira, J. L., Moura, G., Santos, M. A. S., Székely, T., Balázs, G., & Pál, C. (2017). Phenotypic heterogeneity promotes adaptive evolution. *PLoS Biology*, 15(5). <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.2000644>

13. Booker, T. R., Jackson, B. C., & Keightley, P. D. (2017). Detecting positive selection in the genome. In *BMC Biology* (Vol. 15, Issue 1, p. 98). BioMed Central Ltd. <https://doi.org/10.1186/s12915-017-0434-y>
14. Cartwright, N. (1999). *The dappled world: A study of the boundaries of science*. Cambridge University Press. Parte I. Capítulos 1, 2 y 3.
15. Cartwright, N. & Montuschi, E. (2014) *Philosophy of Social Science, A New Introduction*. Oxford University Press. Oxford, U.K.
16. Chang, H. (2012). *Is Water H2O? Evidence, realism and pluralism*. Springer.
17. Chen, H. (2015). Population genetic studies in the genomic sequencing era. In *Dong wu xue yan jiu = Zoological research* (Vol. 36, Issue 4, pp. 223–232). Editorial Office of Zoological Research, Kunming Institute of Zoology, The Chinese Academy of Sciences. <https://doi.org/10.13918/j.issn.2095-8137.2015.4.223>
18. Charlesworth, B., & Charlesworth, D. (2017). Population genetics from 1966 to 2016. En *Heredity* (Vol. 118, Issue 1, pp. 2–9). Nature Publishing Group. <https://doi.org/10.1038/hdy.2016.55>
19. Chuong, E. B. (2018). The placenta goes viral: Retroviruses control gene expression in pregnancy. In *PLoS biology* (Vol. 16, Issue 10, p. e3000028). NLM (Medline). <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3000028>
20. Constant, A., Ramstead, M. J. D., Veissière, S. P. L., Campbell, J. O., & Friston, K. J. (2018). A variational approach to niche construction. En *Journal of the Royal Society Interface* (Vol. 15, Issue 141). Royal Society Publishing. <https://doi.org/10.1098/rsif.2017.0685>
21. Craver, C. & Tabery, J. (2019) "Mechanisms in Science", The Stanford Encyclopedia of Philosophy, Edward N. Zalta (ed.), URL = <<https://plato.stanford.edu/archives/sum2019/entries/science-mechanisms/>>.
22. Darwin, C. R. (1881) *The formation of vegetable mould, through the action of worms, with observations on their habits*. London: John Murray.
23. Dauscher P. & Uthmann T. (2005) Self-organized modularization in evolutionary algorithms. *Evol Comput.* 13(3):303-28. doi: 10.1162/1063656054794761. PMID: 16156926.
24. Dawkins, R. (1990) *El gen egoísta: Las bases biológicas de nuestra conducta*. Salvat Editores.
25. Day, R. L., Laland, K. N., & Odling-Smee, J. (2003). Rethinking adaptation: The niche- construction perspective. En *Perspectives in Biology and Medicine* (Vol. 46, Issue 1, pp. 80– 95). <https://doi.org/10.1353/pbm.2003.0003>

26. De Sousa Santos, B. & Meneses, M. P. (2014). *Epistemologías del sur*. Ediciones Akal Cuestiones de antagonismo.
27. Diogo, R. (2018). Where is, in 2017, the evo in evo-devo (evolutionary developmental biology)? En *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution* (Vol. 330, Issue 1, pp. 15–22). John Wiley and Sons Inc. <https://doi.org/10.1002/jez.b.22791>
28. Domingo, E. (2002). Quasispecies Theory in Virology. *Journal of Virology*, 76(1), 463–465. <https://doi.org/10.1128/jvi.76.1.463-465.2002>
29. Drack, M., Apfalter, W., & Pouvreau, D. (2007). On the making of a system, theory of life: Paula Weiss and Ludwig Von Bertalanffy's conceptual connection. *The Quarterly Review of Biology*, 82(4), 349. [/pmc/articles/PMC2874664/](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/16844664/)
30. Dupré, J & Nicholson, N. (2018). *Everything Flows: Towards a Processual Philosophy of Biology*. Oxford University Press.
31. Echeverría, J. (1995) El pluralismo axiológico de la ciencia. *Revista de filosofía moral y política*. 12, 44-79.
32. Eldredge, N. & Gould, S. (1997) On punctuated equilibria. *Science*. 276(5311):338-41. doi: 10.1126/science.276.5311.337c. PMID: 9139351.
33. Elgin, C. (2017). *True enough*. MIT Press.
34. Ellstrand, N. C., & Rieseberg, L. H. (2016). When gene flow really matters: gene flow in applied evolutionary biology. En *Evolutionary Applications* (Vol. 9, Issue 7, pp. 833–836). Wiley-Blackwell. <https://doi.org/10.1111/eva.12402>
35. Etxeberria, A., & Umerez, J. (2006). Organismo y organización en la biología teórica ¿Vuelta al organicismo? *Ludus Vitalis*, 14(26). <https://philpapers.org/rec/ETXOYO-2>
36. Fábregas-Tejeda, A., Vergara-Silva, F. (2018) The emerging structure of the Extended Evolutionary Synthesis: where does Evo-Devo fit in?. *Theory Biosci.* 137, 169–184. <https://doi.org/10.1007/s12064-018-0269-2>
37. Fabris, F. (2018). *Waddington's Processual Epigenetics and the Debate over Cryptic Variability* (Vol. 1). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198779636.003.0012>
38. Ferh, C. (2006). Explanations of the Evolution of Sex: A Plurality of Local Mechanism. *Minnesota studies En The philosophy of science series*, 19, 167 – 189.
39. Feyerabend, P. K. (1962). *Explanation, reduction, and empiricism*. University of Minnesota Press, Minneapolis. Retrieved from the University of Minnesota Digital Conservancy, <https://hdl.handle.net/11299/184633>.

40. Feyerabend, P. K. (1993). *Against Method*, Third Edition. Verso.
41. Fisher, R. A. (1930) *The Genetical Theory of Natural Selection*. Clarendon Press
42. Fox, R. (2004) Symbiogenesis. *Journal of the Royal Society of Medicine*, 97(12), 559. <https://doi.org/10.1258/jrsm.97.12.559>
43. Fricker, M. (2017). *Injusticia epistémica, el poder y la ética de conocimiento*. Herder.
44. Fusco, G, Carrer, R. & Serelli, E. (2014) The Landscape Metaphor in Development. En: *Towards a Theory of Development*. pp.114-128, Cap. 7. Publisher: Oxford University Press.
45. Fusco, G., & Minelli, A. (2010). Phenotypic plasticity in development and evolution: Facts and concepts. En *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* (Vol. 365, Issue 1540, pp. 547–556). Royal Society. <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0267>
46. Giere, R. N. (1996). The Feminism Question in the Philosophy of Science. *Feminism, Science, and the Philosophy of Science*, 3–15. https://doi.org/10.1007/978-94-009-1742-2_1
47. Gilbert, S. F. (2014). A holobiont birth narrative: The epigenetic transmission of the human microbiome. *Frontiers in Genetics*, 5(AUG). <https://doi.org/10.3389/fgene.2014.00282>
48. Gilbert, S. F., Bosch, T. C. G., & Ledón-Rettig, C. (2015). Eco-Evo-Devo: Developmental symbiosis and developmental plasticity as evolutionary agents. En *Nature Reviews Genetics* (Vol. 16, Issue 10, pp. 611–622). Nature Publishing Group. <https://doi.org/10.1038/nrg3982>
49. Gilbert, S. F., Sapp, J., & Tauber, A. I. (2012). A symbiotic view of life: We have never been individuals. *Quarterly Review of Biology*, 87(4), 325–341. <https://doi.org/10.1086/668166>
50. Glancy, J., Stone, J. V., & Wilson, S. P. (2016). How self-organization can guide evolution. *Royal Society Open Science*, 3(11). <https://doi.org/10.1098/rsos.160553>
51. Goertzel, B. (1992). Self-organizing evolution. *Journal of Social and Evolutionary Systems*, 15(1), 7–53. [https://doi.org/10.1016/1061-7361\(92\)90035-C](https://doi.org/10.1016/1061-7361(92)90035-C)
52. Goodman, C. & Coughlin, B. C. (2000). The evolution of evo-devo biology. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97(9), 4424–4425. <https://doi.org/10.1073/pnas.97.9.4424>
53. Goodman, N. (1978) *Ways of Worldmaking*. Hackett Publishing.
54. Goodman, R. (2012). William Jame’s Pluralisms. *Revue internationale de philosophie*, 2(260), 155-176. <https://doi.org/10.3917/rip.260.0155>
55. Gould, S. J. (1982). Darwinism and the expansion of evolutionary theory. *Science*, 216(4544), 380–387. <https://doi.org/10.1126/science.7041256>
56. Gould, S. J. (1989) Punctuated Equilibrium in Fact and Theory. *J. Social Biol. Slrucl.* 12, 117-136

57. Gould, S. (2002). *The structure of evolutionary theory*. Harvard University Press.
58. Gould, S. J. & Lewontin R. C. (1979). The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm: A Critique of the Adaptationist Programme. *Proceedings of the Royal Society of London. Serie B. Biological Science*, 205(1161), 581–598. <https://www.jstor.org/stable/77447?seq=1>
59. Gray, M. W. (2017). Lynn Margulis and the endosymbiont hypothesis: 50 years later. *Molecular Biology of the Cell*, 28(10), 1285–1287. <https://doi.org/10.1091/mbc.E16-07-0509>
60. Guerrero, R., Margulis, L., & Berlanga, M. (2013). Symbiogenesis: the holobiont as a unit of evolution. *International Microbiology: The Official Journal of the Spanish Society for Microbiology*, 16(3), 133–143. <https://doi.org/10.2436/20.1501.01.188>
61. Gundersen, T. & Holst, C. (2022) Science Advice in an Environment of Trust: Trusted, but Not Trustworthy? *Social Epistemology* 36:5, pages 629-640
62. Haldane, J. B. S. (1932) *The Causes of Evolution*. Longmans, Green & Co.
63. Hamilton, W.B. (1963). The Evolution of Altruistic Behavior. *The American Naturalist*, 97, 354 - 356.
64. Hanna, C. W. (2020) Placental imprinting: Emerging mechanisms and functions. *PLoS Genet.*; 16(4): e1008709. doi: 10.1371/journal.pgen.1008709. PMID: 32324732; PMCID: PMC7179826.
65. Hanson, R. N. (1985) *Patrones de descubrimiento: Observación y explicación*. Alianza Editorial
66. Hall, B. K. (2003). Evo-Devo: Evolutionary developmental mechanisms. *International Journal of Developmental Biology*, 47(7–8), 491–495. <https://doi.org/10.1387/ijdb.14756324>
67. Haraway, D. (2020) *Manifiesto cúborg*. Kaótica libros.
68. Harding, S. (2005). Science and Democracy: Replayed or Redesigned? *Social Epistemology* 19 (1):5 – 18.
69. Haug, C., & Haug, J.T. (2017). Methods and Practices in Paleo-Evo-Devo. En: Nuno de la Rosa, L., Müller, G. (eds) *Evolutionary Developmental Biology*. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-33038-9_41-1
70. He, Q., Berg, A., Li, Y., Vallejos, C. E., & Wu, R. (2010). Mapping genes for plant structure, development and evolution: functional mapping meets ontology. En *Trends in Genetics* (Vol. 26, Issue 1, pp. 39–46). <https://doi.org/10.1016/j.tig.2009.11.004>
71. Heams, T. (2014). Randomness in biology. *Mathematical Structures in Computer Science*, 24(3), E240308. doi:10.1017/S096012951200076X
72. Hesse, M. (1985). *El programa fuerte en sociología del conocimiento, la tesis fuerte de la sociología de la ciencia*. UNAM.
73. Hofer, T., Foll, M., & Excoffier, L. (2012). Evolutionary forces shaping genomic islands of population differentiation in humans. *BMC Genomics*, 13(1). <https://doi.org/10.1186/1471-2164-13-107>

74. Hull, D. L. (1974). Informal aspects of theory reduction. En *PSA: Proceedings of the biennial meeting of the philosophy of science association* (Vol. 1974, pp. 653-670).
75. Ingold, T. & Palsson, G. (Eds.) (2013). *Biosocial Becomings: Integrating Social and Biological Anthropology*. Cambridge University Press.
76. Jablonka, E & Lamb, M. (2005) *Evolution in Four Dimensions: Genetic, Epigenetic, Behavioral, and Symbolic Variation in the History of Life*. The MIT Press.
77. Jablonka, E. (2017). The evolutionary implications of epigenetic inheritance. En *Interface Focus* (Vol. 7, Issue 5). Royal Society Publishing. <https://doi.org/10.1098/rsfs.2016.0135>
78. James, W. (1907). *Pragmatismo*. Insurgente.
79. Johnson, B. R., & Lam, S. K. (2010). Self-organization, Natural Selection, and Evolution: Cellular Hardware and Genetic Software. *BioScience*, 60(11), 879–885. <https://doi.org/10.1525/bio.2010.60.11.4>
80. Keller, S., Longino, H. & Walters, C (2006) Pluralist Stance. En *Scientific pluralism* (ed. Keller, Longino, Walters). Editorial Board. Minnesota studies in the philosophy of science. E.U.A. pp. 167 – 189.
81. Kidd, J., Medina, J. & Pohlhaus, G. (2017) *The Routledge Handbook of Epistemic Injustice*. Routledge. U.S.A/Canadá
82. Kimura, M. (1991) The neutral theory of molecular evolution: A review of recent evidence. *Jpn. J. Genet.* 66, pp. 367-386
83. Kitcher, P. (1981). Explanatory Unification. *Philosophy of Science*, 48(4), 507–531. <http://www.jstor.org/stable/186834>
84. Kitcher, P. (2011) *Science in a Democratic Society*. Prometheus Books. New York, U.S.A.
85. Knorr, K. (1991). Epistemic Cultures: Forms of Reason in Science. *History of Political Economy*, 23(1), 105-122.
86. Kuhn, T. (1989) ¿Qué son las revoluciones científicas? Y otros ensayos. Ediciones Paidós/I.C.E.- Universidad Autónoma de Barcelona.
87. Kutschera, U., & Niklas, K. J. (2004). The modern theory of biological evolution: An expanded synthesis. *Naturwissenschaften*, 91, 255–276. <https://doi.org/10.1007/s00114-004-0515-y>
88. Lakatos, I. (1978). *La metodología de los programas de investigación*. Alianza editorial.
89. Laland, K. N., & Sterelny, K. (2006). Perspective: Seven Reasons (not) to Neglected Niche Construction. *Evolution*, 60(9), 1751–1762. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2006.tb00520.x>
90. Laland, K., Uller, T., Feldman, M., Sterelny, K., Müller, G. B., Moczek, A., Jablonka, E., Odling-Smee, J., Wray, G. A., Hoekstra, H. E., Futuyma, D. J., Lenski, R. E., Mackay, T. F. C., Schluter, D., & Strassmann,

- J. E. (2014). Does evolutionary theory need a rethink? En *Nature* (Vol. 514, Issue 7521, pp. 161–164). Nature Publishing Group. <https://doi.org/10.1038/514161a>
91. Laland, K. N., 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. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(20151019). Royal Society of London. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1019>
 92. Latour, B (2001). *La esperanza de pandora, ensayos sobre la realidad de los estudios de la ciencia*. Gedisa.
 93. Laubichler, M. D., & Renn, J. (2015). Extended evolution: A conceptual framework for integrating regulatory networks and niche construction. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 324(7), 565–577. <https://doi.org/10.1002/jez.b.22631>
 94. Laudan, R. (1980). The Method of Multiple Working Hypotheses and the Development of Plate Tectonic Theory (pp. 331–343). *Springer*, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-94-009-9015-9_17
 95. Levins, R. & Lewontin, R. (1985). *The Dialectical Biologist*. Harvard University Press.
 96. Levy, N. (2019) “Is Conspiracy Theorising Irrational?” *Social Epistemology Review and Reply Collective* 8 (10): 65-76. <https://wp.me/p1Bfg0-4wW>.
 97. Lewontin, R. (2000). *The Triple Helix: Gene, Organism, and Environment*. Harvard University. Press. <https://philpapers.org/rec/LEWTTH-6>
 98. Loewe, L., & Hill, W. G. (2010). The population genetics of mutations: Good, bad and indifferent. En *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* (Vol. 365, Issue 1544, pp. 1153–1167). Royal Society. <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0317>
 99. Lombardi, O. & Pérez Ransanz, A. R. (2012). *Los múltiples mundos de la ciencia: Un realismo pluralista y su aplicación a la física*. Siglo XXI
 100. Longino, H. (ed.) (1990). *Sciences as a Social Knowledge: Values and Objectivity in Scientific Inquiry*. Princeton University Press.
 101. Longino, H. (1996). *Cognitive and Non-Cognitive Values in Science: Rethinking the Dichotomy*. <https://philpapers.org/rec/LONCAN-3>
 102. Longino, H. (2002) *The Fate of Knowledge*. Princeton University Press.
 103. Love A. C. (2010) Rethinking the structure of evolutionary theory for an extended synthesis. En: Pigliucci M, Müller GB (eds) *Evolution: the extended synthesis*. MIT Press, Boston, pp 403–441.
 104. Love, A. & Raff, R. (2003). Knowing your ancestors: themes in the history of evo-devo. *Evolution and Development*, 5(4), 327–330. <https://doi.org/10.1046/j.1525-142X.2003.03040.x>

105. Love, A. & Wimsatt, W. (2019). Explaining cultural evolution: an interdisciplinary endeavor. En A. C. Love & W. C. Wimsatt (ed.), *Beyond the Meme: Development and Structure in Cultural Evolution*. Minnesota Studies in the Philosophy of Science. Minneapolis, MN, USA.
106. Lynch, M., Ackerman, M. S., Gout, J. F., Long, H., Sung, W., Thomas, W. K., & Foster, P. L. (2016). Genetic drift, selection and the evolution of the mutation rate. En *Nature Reviews Genetics* (Vol. 17, Issue 11, pp. 704–714). Nature Publishing Group. <https://doi.org/10.1038/nrg.2016.104>
107. Margulis, L. (1971). Symbiosis and evolution. *Scientific American*, 225(2), 48–57. <https://doi.org/10.1038/SCIENTIFICAMERICAN0871-48>
108. Martínez, S.F. & Huang, X. (2015) Hacia una filosofía de la ciencia centrada en prácticas.
109. Mayr, E. (1996) The Modern Evolutionary Theory. *Journal of Mammalogy*. Vol. 77, No. 1. pp. 1-7
110. Mayr, E. (2001) The philosophical foundations of Darwinism. *Proc Am Philos Soc*. 145(4):488-95. PMID: 11894859.
111. Mitchell, S. (2003) *Biological Complexity and Integrative Pluralism*. Cambridge University Press.
112. Mitchell, N., Owens, G. L., Hovick, S. M., Rieseberg, L. H., & Whitney, K. D. (2019) Hybridization speeds adaptive evolution in an eight-year field experiment. *Scientific Reports*, 9(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-019-43119-4>
113. Moffett A., Hiby S. E. & Sharkey A. M. (2013) The role of the maternal immune system in the regulation of human birthweight. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*. 370(1663):20140071. doi: 10.1098/rstb.2014.0071. PMID: 25602075; PMCID: PMC4305172.
114. Mori, E., & Assandri, G. (2019). Coming back home: Recolonisation of abandoned dens by crested porcupines *hystrix cristata* and european badgers *meles meles* after wood- cutting and riparian vegetation mowing events. *Hystrix*, 30(1), 39–43. <https://doi.org/10.4404/hystrix-00176-2019>
115. Morris, J. S., & Baladandayuthapani, V. (2017). Statistical contributions to bioinformatics: Design, modelling, structure learning and integration. *Statistical Modelling*, 17(4–5), 245–289. <https://doi.org/10.1177/1471082X17698255>
116. Müller G. B. (2007) Evo-devo: extending the evolutionary synthesis. *Nat Rev Genet*. 8(12):943-9. doi: 10.1038/nrg2219. PMID: 17984972.
117. Müller, G. B. (2017). Why an extended evolutionary synthesis is necessary. In *Interface Focus* (Vol. 7, Issue 5). *Royal Society Publishing*. <https://doi.org/10.1098/rsfs.2017.0015>
118. Newman, S. A. (2022). Self-organization in embryonic development: myth and reality. En *Self-Organization as a New Paradigm in Evolutionary Biology: From Theory to Applied Cases in the Tree of Life* (p. 36).

119. Newman, S. A. & Falkenberg, K. (2018) *Physical mechanisms of development and evolution: An interview with Stuart Newman*. Recuperado de <https://extendedevolutionarysynthesis.com/physical-mechanisms-of-development-and-evolution-an-interview-with-stuart-newman/>
120. Newman, S. A., Forgacs, G., & Müller, G. B. (2006). Before programs: The physical origination of multicellular forms. *International Journal of Developmental Biology*, 50(2–3), 289–299. <https://doi.org/10.1387/ijdb.052049sn>
121. Noble, D. (2011). Neo-Darwinism, the Modern Synthesis and selfish genes: Are they of use in physiology? En *Journal of Physiology* (Vol. 589, Issue 5, pp. 1007–1015). <https://doi.org/10.1113/jphysiol.2010.201384>
122. Noble, D. (2015). Evolution beyond neo-Darwinism: A new conceptual framework. En *Journal of Experimental Biology* (Vol. 218, Issue 1, pp. 7–13). Company of Biologists Ltd. <https://doi.org/10.1242/jeb.106310>
123. Nuño de la Rosa, L. & Müller, G. B. (2021) *Evolutionary Developmental Biology: A Reference Guide*. Springer Cham.
124. O'Brien, M. J., & Laland, K. N. (2012). Genes, Culture, and Agriculture: An Example of Human Niche Construction. *Current Anthropology*, 53(4), 434–470. <https://doi.org/10.1086/666585>
125. O'Malley, M. A. (2015). Endosymbiosis and its implications for evolutionary theory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112(33), 10270–10277. <https://doi.org/10.1073/pnas.1421389112>
126. Ochoa, C. (2017) El eclipse del antidarwinismo. La historia detrás de la Síntesis Moderna. Centro de Estudio Filosóficos, Políticos y Sociales Vicente Lombardo Toledano.
127. Odling-Smee, F. J., Laland, K. N., & Feldman, M. W. (2013). Niche Construction: The Neglected Process in Evolution. En *Niche Construction*. Princeton University Press. <https://doi.org/10.1515/9781400847266>
128. Olff, H., Alonso, D., Berg, M. P., Eriksson, B. K., Loreau, M., Piersma, T., & Rooney, N. (2009). Parallel ecological networks in ecosystems. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1524), 1755–1779. <https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0222>
129. Olivé, L. (1988) Conocimiento, sociedad y realidad: Problemas del análisis social del conocimiento y del realismo científico. Fondo de Cultura económica.
130. Olivé, L. (2000) El bien, el mal y la razón, facetas de la ciencia y la tecnología. Paidós. UNAM.

131. Olivé, L. & Pérez Ransanz, A. R. (1989) *Filosofía de la ciencia: Teoría y observación*. Siglo Veintiuno Editores.
132. Ondarza, R. (2012) La epigenética, la otra cara de la genética. *Mensaje Bioquímico*, Vol. XXXVI, 200 – 211. Depto de Bioquímica, Facultad de Medicina. Universidad Nacional Autónoma de México
133. Origgi, G. (2015). What Is An Expert That A Person May Trust Her? Towards A Political Epistemology Of Expertise. *Journal of Philosophical Studies*, 28, 159-168.
134. Osipov, S., Stenchikov, G., Tsigaridis, K. et al. (2021) The Toba supervolcano eruption caused severe tropical stratospheric ozone depletion. *Commun Earth Environ.* 2, 71. <https://doi.org/10.1038/s43247-021-00141-7>
135. Oyama, S., Griffiths, P. & Gray, R. (eds.) (2001) *Cycles of Contingency: Developmental Systems and Evolution*. The MIT Press.
136. Payne, J. L., & Wagner, A. (2019). The causes of evolvability and their evolution. En *Nature Reviews Genetics* (Vol. 20, Issue 1, pp. 24–38). Nature Publishing Group. <https://doi.org/10.1038/s41576-018-0069-z>
137. Petrovskii, S., & Petrovskaya, N. (2012). Computational ecology as an emerging science. *Interface Focus*, 2(2), 241–254. <https://doi.org/10.1098/rsfs.2011.0083>
138. Pigliucci, M. (2007) Do We Need an Extended Evolutionary Synthesis? *Evolution*, 61(12), 2743-2749.
139. Pigliucci, M. (2008). Is evolvability evolvable? En *Nature Reviews Genetics* (Vol. 9, Issue 1, pp. 75–82). Nature Publishing Group. <https://doi.org/10.1038/nrg2278>
140. Pigliucci, M. (2009). An extended synthesis for evolutionary biology. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1168 (1), 218–228. Blackwell Publishing Inc. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2009.04578.x>
141. Pigliucci, M., & Finkelman, L. (2014). Thinking of Biology The Extended (Evolutionary) Synthesis Debate: Where Science Meets Philosophy. *BioScience*, 64(6). <https://doi.org/10.1093/biosci/biu062>
142. Pigliucci, M. & Müller, G. (2010) *Evolution, Extended Synthesis*. The MIT Press.
143. Pérez Ransanz, A. R. (1999) *Kuhn y el cambio científico*. Fondo de Cultura Económica. México.
144. Pigliucci, M., Murren, C. J., & Schlichting, C. D. (2006). Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation. En *Journal of Experimental Biology* (Vol. 209, Issue 12, pp. 2362–2367). <https://doi.org/10.1242/jeb.02070>
145. Pigliucci, M. (2007) Do We Need an Extended Evolutionary Synthesis? *Evolution*, 61(12), 2743-2749
146. Potter, E. (1996). Underdetermination undeterred. In L. Hackinson & J. Nelson (eds.), *Feminism, Science, and the philosophy of science*. Kluwer Academic Publishers.

147. Raff, R. A. (2000). Evo-devo: The evolution of a new discipline. *Nature Reviews Genetics*, 1(1), 74–79. <https://doi.org/10.1038/35049594>
148. Rice, W. R. (2014). The synthesis paradigm in genetics. En *Genetics* (Vol. 196, Issue 2, pp. 367–371). <https://doi.org/10.1534/genetics.113.160200>
149. Richardson, R. C. (2001). Complexity, self-organization and selection. *Biology and Philosophy*, 16(5), 655–683. <https://doi.org/10.1023/a:1012030402337>
150. Rose, M. R., & Oakley, T. H. (2007). The new biology: beyond the Modern Synthesis. *Biology direct*, 2, 30. <https://doi.org/10.1186/1745-6150-2-30>
151. Rouse, Joseph (2015). *Articulating the World: Conceptual Understanding and the Scientific Image*. University of Chicago Press.
152. Salgado, L. y Arcucci, A. (2016). *Teorías de la evolución*. Notas desde el sur. Editorial UNRN.
153. Salmon, W. C. (1990). *Four Decades of Scientific Explanation*. University of Pittsburgh Press. <https://doi.org/10.2307/j.ctt5vkdm7>
154. San Roman, M., & Wagner, A. (2018). An enormous potential for niche construction through bacterial cross-feeding in a homogeneous environment. *PLoS Computational Biology*, 14(7). <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.100634>
155. Sapp, J., Carrapiço, F., & Zolotonosov, M. (2002). Symbiogenesis: the hidden face of Constantin Merezhkowsky. *History and Philosophy of the Life Sciences*, 24(3–4), 413–440. <https://doi.org/10.1080/03919710210001714493>
156. Sarkar, S. (1998). *Genetics and Reductionism*. Cambridge University Press.
157. Sarkar, S. (2002). Evolutionary Theory in the 1920s: The Nature of the “Synthesis.”. *Philosophy of Science*, 71(5), 1215–1226. doi:10.1086/425237
158. Scott-Phillips, T. C., Laland, K. N., Shuker, D. M., Dickins, T. E., & West, S. A. (2014). The niche construction perspective: A critical appraisal. *Evolution*, 68(5), 1231–1243. <https://doi.org/10.1111/evo.12332>
159. Schwenk, K., Brede, N., & Streit, B. (2008). Introduction. Extent, processes and evolutionary impact of interspecific hybridization in animals. En *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* (Vol. 363, Issue 1505, pp. 2805–2811). Royal Society. <https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0055>
160. Sharov, A. A. (2016). Evolutionary biosemiotics and multilevel construction networks. *Biosemiotics*, 9(3), 399. <https://doi.org/10.1007/S12304-016-9269-0>
161. Skúlason, S., Parsons, K. J., Svanbäck, R., Räsänen, K., Ferguson, M. M., Adams, C. E., Amundsen, P. A., Bartels, P., Bean, C. W., Boughman, J. W., Englund, G., Guðbrandsson, J., Hooker, O. E., Hudson, A. G.,

- Kahilainen, K. K., Knudsen, R., Kristjánsson, B. K., Leblanc, C. A. L., Jónsson, Z., ... Snorrason, S. S. (2019). A way forward with eco evo devo: an extended theory of resource polymorphism with postglacial fishes as model systems. *Biological Reviews*. <https://doi.org/10.1111/brv.12534>
162. Smouse P.E. (1990) Principles of population genetics. *Am J Hum Genet.* 47(4):761–2. PMID: PMC1683792.
163. Soulier, A. (2018). “Genetic Load”: How the Architects of the Modern Synthesis Became Trapped En *Scientific Ideology*. *Transversal: International Journal for the Historiography of Science*, 4(2018), 117–138.
164. Star, B., & Spencer, H. G. (2013). Effects of genetic drift and gene flow on the selective maintenance of genetic variation. *Genetics*, 194(1), 235–244. <https://doi.org/10.1534/genetics.113.149781>
165. Stotz, K. (2017). Why developmental niche construction is not selective niche construction: And why it matters. *Interface Focus*, 7(5). <https://doi.org/10.1098/rsfs.2016.0157>
166. Sultan, S. E. (2021). Phenotypic plasticity as an intrinsic property of organisms. En *Phenotypic Plasticity & Evolution* (pp. 3-24). CRC Press.
167. Tarasov, S. (2019). Integration of Anatomy Ontologies and Evo-Devo Using Structured Markov Models Suggests a New Framework for Modeling Discrete Phenotypic Traits. *Systematic Biology*, 68(5), 698–716. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syz005>
168. Tickle, C., & Urrutia, A. O. (2017). Perspectives on the history of evo-devo and the contemporary research landscape in the genomics era. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372(1713). <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0473>
169. Toole, B. (2019). From Standpoint Epistemology to Epistemic Oppression. *Hypatia*. 34 (4):598–618.
170. Tuana, N. (1996). Revaluing Science: Starting from the Practices of Women. *Feminism, Science, and the Philosophy of Science*, 17–35. https://doi.org/10.1007/978-94-009-1742-2_2
171. Van Fraassen, B (1996) *La imagen científica*. Paidós.
172. Von Uexküll, Jakob (1982). The Theory of Meaning. *Semiotica* 42 (1).
173. Waddington, C. H. (1959) Evolutionary adaptation. *Perspect Biol Med.* 2(4):379-401. doi: 10.1353/pbm.1959.0027. PMID: 13667389.
174. Waddington, C. H. (1961) Genetic assimilation. *Adv Genet.* 10:257-93. doi: 10.1016/s0065-2660(08)60119-4. PMID: 14004267
175. Waddington, C. H. (1968) Towards a Theoretical Biology. *Nature.* 218, 525–527. <https://doi.org/10.1038/218525a0>

176. Watkins, A. (2021). Testing for Phenotypic Plasticity. *Philosophy, Theory, and Practice in Biology*, 13:1-23
177. Weber, B. H., & Depew, D. J. (1996). Natural selection and self-organization: dynamical models as clues to a new evolutionary synthesis. *Biology and Philosophy*, 11(1), 33–65. <https://doi.org/10.1007/BF00127471>
178. West-Eberhard, M. J. (2005). Phenotypic accommodation: Adaptive innovation due to developmental plasticity. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 304(6), 610–618. <https://doi.org/10.1002/jez.b.21071>
179. Wildman DE, Chen C, Erez O, Grossman LI, Goodman M, Romero R. (2006) Evolution of the mammalian placenta revealed by phylogenetic analysis. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 103(9):3203-8. doi: 10.1073/pnas.0511344103. Epub 2006 Feb 21. PMID: 16492730; PMCID: PMC1413940.
180. Winther, R. (2021) The Structure of Scientific Theories. *The Stanford Encyclopedia of Philosophy* (Edición primavera), Edward N. Zalta (ed.), forthcoming URL = <<https://plato.stanford.edu/archives/spr2021/entries/structure-scientific-theories/>>.
181. Woodward, James (2000). Explanation and invariance in the special sciences. *British Journal for the Philosophy of Science* 51 (2):197-254.
182. Woodward, James (2002). Counterfactuals and causal explanation. *International Studies in the Philosophy of Science* 18 (1):41 – 72.
183. Wright, S. (1982) The shifting balance theory and macroevolution. *Ann. Rev. Genet.* 16:001-19
184. Yakimowski, S. B., & Rieseberg, L. H. (2014). The role of homoploid hybridization in evolution: A century of studies synthesizing genetics and ecology. *American Journal of Botany*, 101(8), 1247–1258. <https://doi.org/10.3732/ajb.1400201>
185. Yoder, A., Poelstra, J., Tiley, G. & Williams, R. (2018) Neutral Theory Is the Foundation of Conservation Genetics. *Mol. Biol. Evol.* 35(6):1322–1326
186. Zank, S. y Hanazaki, N. (2017). The coexistence of traditional medicine and biomedicine: A study with local health experts in two Brazilian regions. *PLoS One*, 12(4), e0174731. doi: 10.1371/journal.pone.0174731. PMID: 28414735; PMCID: PMC5393556.