



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA

**Síntesis Evolutiva Extendida, paleobiología y  
macroevolución: conexiones conceptuales**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE  
BIÓLOGA

PRESENTA:

Mariana Muñoz López

DIRECTOR DE TESIS

Dr. Francisco Roberto Vergara Silva

ASESOR

Dr. Antonio Alfredo Bueno Hernández



Ciudad de México, 2022



Universidad Nacional  
Autónoma de México



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

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

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

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

## **Agradecimientos**

Muy agradecida con lxs profesores que formaron parte de mi interés y acercamiento al evolucionismo, por transmitir su emoción por esta área de la biología. A mis profesores de la FES Zaragoza: la Maestra Guadalupe Bribiesca y el Dr. Alfredo Bueno que me enseñaron a Gould (y con él despertaron mi interés en la macroevolución) y la importancia del pluralismo en la biología evolutiva.

Al Dr. Francisco Vergara por ser guía en este proceso de investigación brindándome la libertad de seguir mis intereses. Y al Mtro. Alejandro Fábregas Tejeda por todas las aportaciones que hizo con amabilidad y calidez en mi trabajo y en mi formación.

Agradecida con los amigos que hicieron llevadera mi etapa universitaria: Angel, Hanz, Luis y Shaddai.

Siempre agradecida con Jacki y Amaranta por aligerarnos y acompañarnos.

Muchas gracias a mi mamá y a mi papá por todo, en especial por su paciencia, amor y confianza.

# Índice

<b>Resumen</b>	4
<b>Listado de abreviaturas</b>	5
<b>Listado de figuras</b>	6
<b>Introducción</b>	7
<b>Capítulo I. Antecedentes generales</b>	12
<b>Capítulo II. Historia y campos de estudio de la macroevolución</b>	16
II.1 Historia del término macroevolución. Algunas definiciones.	16
II.2 El estudio de la macroevolución atravesado por diversos campos de investigación	18
<b>Capítulo III. Paleobiología, neontología y macroevolución</b>	23
III.1 Paleobiología	23
III.2 Las teorías de la Revolución Paleontológica: Equilibrio Puntuado y Teoría Jerárquica de la Evolución	26
III.3 Paleobiología y Neontología	29
III.4 Filosofía de la Paleobiología y macroevolución	30
III.5 Debate micro-macroevolución	31
<b>Capítulo IV. Síntesis Evolutiva Extendida</b>	34
IV.1 Plasticidad fenotípica	35
IV.2 Sesgos ontogenéticos	37
IV.3 Herencia inclusiva	38
IV.4 Teoría de construcción de nicho	39
<b>Capítulo V. <i>Explananda</i> y <i>explanantia</i> de la paleobiología y la SEE</b>	42
V.1 Explananda y explanantia en los fenómenos biológicos	42
V.2 Douglas H. Erwin, herencia ecológica, teoría de construcción de nicho y macroevolución	44
V.3 Illiam Jackson, Evolución-llevada por Plasticidad y sesgos ontogenéticos en el registro fósil	45
V.4 David Jablonski y la macroevolución	47
V.5 Conexiones conceptuales entre la paleobiología y la SEE	49
V.6 Tensiones entre paleobiología y SEE	55
<b>Capítulo VI. Conclusiones</b>	57
<b>Fuentes consultadas</b>	60

## Resumen

La Síntesis Evolutiva Extendida (SEE) representa una forma distinta de pensar y estudiar la evolución a lo planteado por la Síntesis Moderna (SM). Con su emergencia, comenzaron discusiones sobre el potencial explicativo de este campo conceptual para fenómenos evolutivos que la SM no ha podido explicar satisfactoriamente. Entre estos fenómenos se encuentran los patrones y procesos macroevolutivos, que históricamente han sido estudiados y teorizados desde la paleobiología. Las teorizaciones de la (macro)evolución de la paleobiología están guiadas y sostenidas por un pensamiento jerárquico en el que reconocen a las especies y taxa superiores como entidades reales con nacimiento, historia y muerte. Además de una causalidad ascendente y descendente (recíproca) de la evolución. Tanto la paleobiología como la biología (también llamada neontología), han estado relacionadas una con otra mediante el estudio de la evolución, y las relaciones conceptuales entre ambas es un campo de investigación con preguntas interesantes dentro de la filosofía de la paleobiología y en el evolucionismo contemporáneo. En este trabajo se identificaron las conexiones conceptuales entre la paleobiología y la SEE al encontrar *explananda* (fenómenos a explicar) y *explanantia* (los recursos explicativos para explicar tales fenómenos) en común, así como las tensiones que existen en sus explicaciones. Considerando las investigaciones recientes en filosofía de la macroevolución y de la paleobiología, así como la literatura filosófico-conceptual sobre la SEE y poniendo énfasis en los trabajos de los paleobiólogos Iliam Jackson, David Jablonski, Douglas Erwin como casos de estudio. El *explananda* macroevolutivo compartido incluye, entre otros fenómenos, el origen de las novedades evolutivas. Mientras que el *explanantia* en común apela a elementos como los sesgos ontogenéticos, la plasticidad fenotípica y la reconfiguración de redes genéticas regulatorias como la posible base causal de procesos y patrones macroevolutivos. Las tensiones que se identificaron están relacionadas con diferencias en el enfoque jerárquico que tienen sobre la evolución. Sin embargo, la apertura de la SEE y la paleobiología por agregar nuevos *explananda* y *explanantia* puede representar un acercamiento novedoso entre la neontología y la paleobiología. Finalmente, tanto el enfoque desde la biología y el marco conceptual de la SEE, así como las teorías, los métodos y los modelos de la paleobiología son necesarios para explicar de forma más robusta la macroevolución.

**Palabras clave:** paleobiología, neontología, Síntesis Evolutiva Extendida, macroevolución, Teoría Jerárquica de la Evolución.

## **Listado de Abreviaturas**

VGC: Variación Genética Críptica

CN: Construcción de Nicho

EP: Equilibrio Puntuado

Evo-Devo: Biología Evolutiva del Desarrollo

GNRs: Redes genéticas regulatorias

HE: Herencia Ecológica

IE: Ingeniería Ecosistémica

PLE: Plasticity-Led Evolution (Evolución guiada por plasticidad)

SEE: Síntesis Evolutiva Extendida

SM: Síntesis Moderna

TCN: Teoría de Construcción de Nicho

TEE: Teoría Estándar de la Evolución

TJE: Teoría Jerárquica de la Evolución

## Listado de figuras y tablas

**Figura 1.** Diagramas que representan la jerarquía anidada propuesta por Eldredge. En el diagrama de Venn se esquematiza mejor el principio de incremento de inclusividad. Imagen reproducida de Tëmkin y Eldredge (2015, p. 185).

**Figura 2.** Representación gráfica de los fenómenos evolutivos considerados por la paleobiología y la SEE.

**Figura 3.** Representación gráfica en forma de diagrama de Venn del uso común de conceptos de la paleobiología y la SEE para explicar los fenómenos presentados en la Figura 3. \*Selección natural: en la paleobiología es esencial la selección natural multinivel, mientras que para la SEE no parece ser esencial pensar en una selección multinivel.

**Tabla 1:** Tabla de las predicciones de la SEE *sensu* Müller (2017) compartidas con el trabajo de Illiam Jackson.

**Tabla 2:** Tabla de los conceptos, procesos y enfoques de la SEE encontrados en los trabajos de Jackson, Jablonski y Erwin.

## **Introducción: La macroevolución en el evolucionismo contemporáneo**

El término “macroevolución” se refiere a los patrones encontrados en el registro fósil asociados a fenómenos que ocurren a una escala temporal geológica y que reflejan eventos ocurridos por arriba del nivel de especie: por ejemplo, cuando nuevos géneros, phyla, o familias emergen, o cuando las especies se extinguen (Dietrich, 2010; Erwin, 2010).

De acuerdo con el paleobiólogo Douglas Erwin (2010), el término fue introducido por el científico ruso Iurii Filipchenko en 1927, refiriéndose a la formación de taxa por arriba del nivel de especie. Sobre esto, Hautmann (2020) menciona también que Filipchenko se basó en las modificaciones mayores de los planes corporales (*Baupläne*, en alemán) al introducir el término macroevolución.

Posteriormente, el alumno de Filipchenko, Theodosius Dobzhansky, introdujo el término en el marco de la Síntesis Moderna (SM) para hacer una distinción con la microevolución. La microevolución, definida como cambios en las frecuencias alélicas de las poblaciones, es explicada por procesos evolutivos poblacionales que han sido extensamente estudiados por la genética de poblaciones: selección natural, micromutación, migración y deriva génica, procesos que para la SM son suficientes para explicar los patrones encontrados en el registro fósil (*i.e.* patrones macroevolutivos). Estos cambios intrapoblacionales pueden ser observados en el lapso de una vida humana, mientras que la macroevolución, de acuerdo con Dobzhansky, ocurre a una escala temporal geológica (véase, por ejemplo, Dobzhansky & Pavlovsky 1953; Dobzhansky 1958).

Para muchos paleontólogos de la década de los setenta, el enfoque de la SM no era suficiente para explicar los fenómenos macroevolutivos, iniciando el conocido debate micro-macroevolución. Este debate se intensificó tras la teoría del Equilibrio Puntuado (EP) de Niles Eldredge y Stephen Jay Gould (véase Eldredge & Gould, 1972), además de las críticas de Gould al “modelo extrapolacionista” de la SM que implica una evolución gradualista (Gould, 1980). A pesar de las críticas de Gould desde la década de los ochenta mencionadas anteriormente, en la actualidad hay autores que defienden este modelo extrapolacionista para la macroevolución (ver Dietrich, 2010; Futuyma, 2015). Se debe agregar que actualmente algunos

autores se refieren a este campo teórico más amplio, que comprende el extrapolacionismo micro-macroevolución y otros elementos conceptuales, como Teoría Estándar de la Evolución (TEE)<sup>1</sup>, con el añadido que la SM amplió su núcleo darwiniano-mendeliano con los avances de la biología molecular.

Desde la intensificación del debate en los setenta, los paleontólogos han buscado procesos evolutivos distintos a los propuestos por la TEE para explicar la macroevolución (véase, por ejemplo, Erwin, 2017; Turner, 2011). Por otro lado, el debate micro-macroevolución refleja una distinción que para ciertos filósofos de la paleontología como Derek Turner y Adrian Currie es un reflejo de la relación entre la biología (o como estos paleontólogos la refieren: neontología) con la paleontología; asimismo, una manera de entender esta relación ha sido analizando cómo la TEE explica los fenómenos macroevolutivos (véase, Currie, 2019; Turner & Havstad, 2019).

En este sentido, el surgimiento de la Síntesis Evolutiva Extendida (SEE) en el evolucionismo contemporáneo resulta relevante (Laland et al., 2014; Laland et al., 2015). Los proponentes de la SEE han proclamado que este marco conceptual que difiere del de la TEE permite, entre otras cosas, la generación de hipótesis novedosas, además de nuevas formas de pensar e interpretar problemas de la biología evolutiva. Entre los problemas destacados de la biología evolutiva está, sin duda, el relacionado con la macroevolución (ver Laland et al., 2015).

Con respecto a la historia reciente del marco de la SEE, el historiador y filósofo de la ciencia Fábregas-Tejeda (2019) apunta que éste puede remontarse a la década de los noventa con las publicaciones independientes del filósofo de la ciencia Massimo Pigliucci y el biólogo evolutivo Gerd B. Müller, en las que aclamaron por una extensión teórica para la TEE. Sin embargo, fue

---

<sup>1</sup> En el material recopilado en la edición del libro del 2019 *La biología evolutiva contemporánea: ¿Una revolución más en la Ciencia?* se encuentra el texto *Teoría de Construcción de Nicho Síntesis Evolutiva Extendida y filosofía de la ciencia: discusiones pendientes* de Mario Casanueva López y Francisco Vergara Silva donde se puede consultar para más información el apéndice titulado *Caracterización de algunos aspectos destacados del desarrollo cronológico-conceptual de la Síntesis Moderna (SM) y la Teoría Standard de la Evolución (TSE)*. En este texto se menciona también que, a partir del texto publicado en 2015 por Kevin Laland y colaboradores: ‘Síntesis Evolutiva Extendida: su estructura, suposiciones y predicciones’ (*The extended evolutionary synthesis: its structure, assumptions and predictions*), se hizo referencia al marco actualizado de la SM como teoría estándar (véase Casanueva López & Vergara Silva, 2019).

hasta 2007, con el texto publicado por Massimo Pigliucci: “¿Necesitamos una síntesis evolutiva extendida?” (*Do we need an extended evolutionary synthesis?*) en la revista *Evolution* cuando “el movimiento de la SEE” comenzó públicamente (Fábregas-Tejeda, 2019, p.7).

El movimiento de la SEE buscó la estructuración preliminar de un nuevo campo conceptual dentro del evolucionismo con la publicación del artículo “Síntesis Evolutiva Extendida: su estructura, suposiciones y predicciones” (*The extended evolutionary synthesis: its structure, assumptions and predictions*), liderado por los biólogos evolutivos Kevin Laland y Tobias Uller, además de incluir la colaboración de otros biólogos evolutivos y filósofos de la biología (incluyendo al mismo Gerd B. Müller), en el año 2015. Sobre el nuevo marco conceptual se sabe que parte de explicaciones evolutivas que provienen principalmente de cuatro áreas de la biología: la biología evolutiva del desarrollo, la teoría de construcción de nicho, la epigenética y la ecología evolutiva, de donde han surgido temas, teorías, datos y propuestas que difieren del marco conceptual de la TEE (véase <https://extendedevolutionarysynthesis.com/about-the-ees/>). En particular, los sesgos del desarrollo, la plasticidad fenotípica, la herencia inclusiva y la teoría de construcción de nicho (TCN) son los principales temas que la SEE ha integrado en un marco conceptual a través de las nociones de ‘desarrollo constructivo’ y ‘causalidad recíproca’ (Laland et al., 2015; Fábregas-Tejeda, A. & Vergara-Silva, F. 2018a).

Como se ha expuesto hasta ahora, el estudio de la macroevolución ha estado asociado con la paleontología y la biología, pero es importante mencionar que, de acuerdo con Serrelli & Gontier (2015), la macroevolución es estudiada por múltiples campos y enfoques que la evidencian, analizan y cuantifican. La macroevolución es estudiada por campos asociados a las ciencias de la tierra, las ciencias biológicas e incluso las ciencias sociales y humanas (e.g., paleoantropología). Cada una con sus propios enfoques y campos metodológicos, por lo que la macroevolución no está delineada por una sola área de trabajo. Sin embargo, algo en común entre las múltiples áreas que estudian la macroevolución es su relación con métodos y teorías concernientes al estudio de la evolución en el pasado profundo (*deep past*), así también, la macroevolución es analizada desde la teoría permitiendo estudiarla desde sus aspectos

metodológicos, epistémicos y conceptuales, siendo así un tema de interés para la filosofía de las ciencias evolucionistas e históricas, al mismo tiempo que “es en sí un fenómeno que es evidenciado en casos naturales” (Serrelli & Gontier, 2015, p.1).

### **Objetivos y preguntas de investigación**

Por consiguiente, como hemos visto, la agenda de investigación de la macroevolución es muy amplia con diversas preguntas de investigación. En esta tesis las preguntas sobre la macroevolución que se abordarán giran en torno a la relación de ésta con la paleobiología y neontología, en específico, con la Síntesis Evolutiva Extendida. Para ello, el objetivo general de esta investigación es identificar las conexiones conceptuales que comparten la paleobiología y la SEE para explicar la macroevolución. Asimismo, el presente trabajo cuenta con los siguientes objetivos particulares: (i) identificar *explananda* (i.e., qué se busca explicar) y *explanantia* (i.e., con qué recursos se construyen las explicaciones) de la SEE y la paleobiología relacionados con fenómenos macroevolutivos; (ii) considerar los trabajos recientes de filosofía de la macroevolución y paleobiología, y la literatura filosófico-conceptual sobre la SEE; y (iii) analizar, como casos de estudio, los trabajos de los paleobiólogos David Jablonski, Douglas Erwin e Illiam Jackson en intersección con lo que se expone dentro del marco conceptual de la SEE.

Las preguntas de investigación que guían este trabajo son: (i) ¿Cuáles fenómenos macroevolutivos son considerados en común por la SEE y la paleobiología?; (ii) ¿Qué conceptos usan para explicar tales fenómenos macroevolutivos?; (iii) ¿Qué tensiones existen entre las explicaciones de la macroevolución provistas por la SEE y la paleobiología?; (iv) ¿Qué herramientas conceptuales aportan los trabajos sobre filosofía de la macroevolución y de la paleobiología?; y (v) ¿Qué conceptos, procesos y enfoques se pueden identificar en los trabajos de paleobiólogos como Illiam Jackson, David Jablonski y Douglas Erwin relacionados con el marco conceptual de la SEE?

Dada la aparente ambigüedad de la macroevolución en sus definiciones (véase, Hautmann, 2020; Müller, 2017), así como en la variedad de enfoques y metodologías que la

estudian atravesando distintas ciencias, se vuelve un tema relevante y enriquecedor para la filosofía de las ciencias evolucionistas, en particular para la neontología y paleobiología.

Además, el impacto que ha tenido la SEE en el evolucionismo contemporáneo ha resultado en diversos análisis sobre las maneras en las que este nuevo marco conceptual está ampliando el entendimiento de la evolución. A la fecha no se han publicado trabajos que analicen el impacto y relación de este nuevo marco conceptual con la paleobiología contemporánea. Por lo que identificar *explananda* y *explanantia* en común sobre la macroevolución desde las principales ciencias que la estudian (i.e., la neontología y la paleobiología) es una contribución filosófica valiosa para el entendimiento de la misma y de la relación neontología-paleobiología.

En lo que sigue, expondré con mayor detalle los antecedentes generales que motivan esta investigación (capítulo 1) y los antecedentes históricos, definicionales y disciplinares del estudio de la macroevolución (capítulo 2) para después mostrar cómo se aborda este problema evolutivo desde la paleobiología y la neontología (capítulo 3). Después procederé a tratar el marco de la SEE y su relación con los fenómenos macroevolutivos (capítulo 4), para culminar con un análisis comparativo entre paleobiología y SEE sobre cómo se explica la macroevolución y qué fenómenos particulares se buscan explicar o se excluyen como *explananda* (capítulo 5).

## Capítulo I.

### Antecedentes generales

El estudio de la macroevolución atraviesa varias ciencias: las ciencias de la tierra, las ciencias biológicas e incluso las ciencias sociales y humanas. Debido a esto y a las definiciones que se le han dado desde la introducción del término por Iurii Filipchenko (véase Hautmann, 2020), su estudio resulta en una agenda de investigación con preguntas muy diversas, así como el uso de varias metodologías para responder distintas preguntas sobre fenómenos y patrones considerados macroevolutivos. Pese a esto, el estudio de la macroevolución se ha asociado extensamente con la paleobiología y la biología (referida a partir de ahora como neontología). Desde la paleobiología, por ejemplo, hay intentos como el del paleobiólogo David Jablonski por definir la macroevolución y cómo estudiarla (ver, Jablonski, 2017a; 2017b; 2019).

La macroevolución también es analizada por la filosofía de las ciencias evolucionistas. En el caso de la filosofía de la paleobiología, un tema de interés histórico ha sido el debate micro-macroevolución: cómo la neontología explica (o no) la macroevolución. La relación entre ambas ciencias y el análisis de esta relación se ejemplifica en la siguiente cita de Serrelli y Gontier (2015): “Sin embargo, curiosamente, los programas de investigación paleontológicos y neontológicos siguen progresando independientemente uno del otro, a pesar de sus raíces históricas compartidas, y sus preguntas y teorías similares” (Serrelli & Gontier, 2015, p.13).

Actualmente con el arribo de la Síntesis Evolutiva Extendida (marco conceptual propuesto desde la neontología) en el evolucionismo contemporáneo, se han expuesto enfoques y explicaciones alternativas a la TEE para explicar fenómenos evolutivos. Como resultado, hay trabajos desde la filosofía e historia de la ciencia que han analizado de qué manera el marco conceptual de la SEE está ampliando el potencial explicativo para algunas subdisciplinas de la biología e incluso de otras ciencias como la antropología (ver, Fábregas-Tejeda & Vergara-Silva, 2018a; Fábregas-Tejeda & Vergara-Silva, 2018b; Fuentes, 2016). Sin embargo, no hay trabajos que analicen la relación entre la SEE y la paleobiología, tampoco de cómo la SEE estudia y explica la macroevolución.

Con relación a la paleobiología y la macroevolución, los proponentes de la SEE no han mencionado más que algunos procesos adicionales dentro de su campo conceptual, específicamente los sesgos ontogenéticos y la herencia ecológica, como mecanismos potenciales para la explicación de la macroevolución. En el texto de Laland y colaboradores del 2015, se menciona en un cuadro comparativo sobre las predicciones centrales entre la TEE y la SEE lo siguiente: “Procesos evolutivos adicionales, incluyendo los sesgos del desarrollo y la herencia ecológica, ayudan a explicar patrones macroevolutivos y contribuyen a la evolucionabilidad” (Laland et al., 2015, p.2). Por otro lado, en la página oficial de la SEE dentro de su apartado “Proyectos”, se distinguen dos que explícitamente están enfocados en la macroevolución. El primero de estos proyectos está liderado por el paleobiólogo Douglas Erwin titulado “Dinámicas macroevolutivas de la construcción de nicho”, y el segundo proyecto está liderado por Erik Svensson, Charlie Cornwallis & Tobias Uller con el título: “La plasticidad como puente entre la micro-macroevolución”) (ver, <https://extendedevolutionarysynthesis.com/project/evolutionary-diversification/macro-evolutionary-dynamics-of-niche-construction/>, <https://extendedevolutionarysynthesis.com/project/evolutionary-diversification/plasticity-as-a-bridge-between-micro-and-macroevolution/>).

La referencia sobre la macroevolución que anteriormente se citó del texto de Laland y colaboradores parece coincidir con lo que Gerd B. Müller expone en su texto de 2017 “Por qué es necesaria una nueva síntesis evolutiva extendida” (*Why does an extended evolutionary synthesis is necessary*) al declarar que la SEE “rara vez hace alguna alusión a la macroevolución, aunque en ocasiones se ve forzada a hacerlo” (Müller, 2017, p.9). Desde la visión de Müller, el debate micro-macroevolución es un debate sin fin que tiene como una de sus consecuencias pasar por alto el problema de la complejidad fenotípica, y es que, de acuerdo con él, el término “*mal definido*” de “*algo vagamente denominado macroevolución*” (Müller, 2017, p.8; énfasis añadido) convierte el problema del origen de la variación fenotípica en argumentos de genética de poblaciones sobre especiación. El resultado de este debate, así como lo visualiza Müller, es que:

“obscurece los temas importantes que emergen de desafíos actuales a la teoría estándar” (Müller, 2017, p.9).

En contraste, paleobiólogos como David Jablonski y Douglas Erwin han mantenido la postura de defender a la macroevolución como un conjunto de fenómenos que merecen ser explicados por procesos diferentes que van más allá de los debates sobre especiación y cambios diferenciales en las frecuencias alélicas dentro de poblaciones. Dentro de sus trabajos han señalado los enfoques necesarios para el estudio de la macroevolución, las dificultades metodológicas para su estudio, así como la influencia de disciplinas neontológicas en las explicaciones de los variados patrones macroevolutivos que ellos definen y distinguen dentro de su labor científica (véase, Erwin, 2008; 2017; Jablonski, 2017a; 2017b).

Algunas aportaciones desde la neontología para enriquecer cómo se estudia y entiende la macroevolución encontradas en sus trabajos incluyen los aportes de la biología evolutiva del desarrollo (Evo-Devo)<sup>2</sup>, de la plasticidad fenotípica y la acomodación genética (*sensu* West-Eberhard, 2003), también en el uso de la Teoría de Construcción de Nicho (TCN) y la herencia inclusiva como potenciales elementos para explicar patrones macroevolutivos.

Adicionalmente, desde la paleontología se encuentra el trabajo de Iliam Jackson, paleobiólogo con investigaciones recientes sobre la ‘evolución guiada por plasticidad’ (*PLE* por sus siglas en inglés: *Plasticity-Led Evolution*) y sobre sesgos del desarrollo en el registro fósil. Respecto al debate micro-macroevolución, Jackson expone de manera sutil su postura sobre éste: en su trabajo, él menciona que el debate micro-macroevolución ha sido sobre todo “parte de una dicotomía histórica... pero también [refiere] a los tipos de datos y métodos disponibles para los estudios paleontológicos” (Jackson, 2019, p.2).

Como se ha expuesto en los párrafos anteriores, se puede notar que desde la paleontología se usan temas para explicar la macroevolución que son parte del marco conceptual de la SEE; no

---

<sup>2</sup> En el artículo de 2007 de Gerd B. Müller ‘Evo-devo: extendiendo la síntesis evolutiva’ (“*Evo-devo: extending the evolutionary synthesis*”) se exponen los programas de investigación de la biología evolutiva del desarrollo. Algunos de estos incluyen las investigaciones relacionadas con la evolución del desarrollo (evo-devo) y por otra parte las relacionadas con el desarrollo de la evolución (devo-evo), es decir, cómo los procesos ontogenéticos afectan las propiedades y las dinámicas de la evolución fenotípica. ‘Evo-Devo’ engloba ambas.

obstante, solo Iliam Jackson se ha expresado sobre este nuevo campo conceptual dentro de sus trabajos: “El cambio conceptual representado por la SEE es principalmente un cambio en el enfoque de una visión genocentrista de la evolución a un entendimiento más holístico de las muchas relaciones complejas que existen entre el genotipo, fenotipo y ambiente” (Jackson, 2017a, p. 435). Esto contrasta con Jablonski, ya que no menciona en sus trabajos un posicionamiento explícito sobre este campo de trabajo conceptual. Erwin, por otra parte, está dentro de los líderes en proyectos de la SEE y en varios de sus trabajos ha usado la TCN<sup>3</sup> para explicar las dinámicas macroevolutivas de cambios ambientales, de presiones ecológicas y patrones de biodiversidad a lo largo de la escala geológica (ver, Erwin 2008; 2017).

En definitiva, es notable que las explicaciones evolutivas provenientes de la TCN, los sesgos del desarrollo, la herencia ecológica y la plasticidad fenotípica formen parte de las herramientas conceptuales para el estudio de la macroevolución. A su vez, se sabe que estas explicaciones evolutivas están actualmente dentro del marco conceptual de la SEE y paleobiólogos como Iliam Jackson están relacionando explícitamente este nuevo marco conceptual con sus investigaciones paleontológicas. Sin embargo, hay autores como Müller que rechazan el concepto de macroevolución como relevante para la SEE y, adicionalmente, los proponentes de tal síntesis extendida no se han pronunciado concretamente respecto al concepto y estudio de la macroevolución o del conocido debate micro-macroevolución.

---

<sup>3</sup> Cabe mencionar que la TCN fue propuesta en 2003 antes de la SEE, siendo Odling-Smee, Kevin Laland y Marcus Feldman los autores de la principal monografía sobre el tema (véase Odling-Smee et al., 2003). Para más información consultar el texto “*Teoría de Construcción de Nicho “Síntesis Evolutiva Extendida” y filosofía de la ciencia: discusiones pendientes*” de Mario Casanueva López y Francisco Vergara Silva (2018).

## Capítulo II:

### Historia y campos de estudio de la macroevolución

#### *II.1 Historia del término macroevolución. Algunas definiciones.*

Se ha mencionado en esta tesis la definición de macroevolución y en esta sección se expondrán otras definiciones asociadas a este conjunto de fenómenos, así como algunas reflexiones del paleontólogo Michael Hautmann sobre las implicaciones que la diversidad de definiciones implica en el estudio de la macroevolución, siguiendo su texto: “¿Qué es la macroevolución?” (*What is macroevolution?*) publicado en 2020.

Retomar el texto de Hautmann es importante, ya que expone la complejidad del término macroevolución y cómo las definiciones que históricamente se le han dado influyen en el estudio y entendimiento de este fenómeno. Esto, al mismo tiempo, ayuda a comprender mejor la relación de la macroevolución con diversas ciencias. Por otra parte, la historia de tales definiciones está relacionada con la distinción microevolución-macroevolución: la elección de la definición de macroevolución influye en la “categorización de los procesos como micro o macroevolutivos” (Hautmann, 2020, p.2).

De hecho, Hautmann parte de la distinción micro-macroevolución para analizar los conceptos de la macroevolución y exponer cuál es el más útil para discernir entre ambos fenómenos, con la siguiente pregunta: “¿Esta distinción indica dos niveles de evolución operacionalmente diferentes, o simplemente una diferencia entre disciplinas o escalas?” (Hautmann, 2020, p. 1).

Hautmann (2020) empieza con la introducción del término en 1927 por Iurri Filipchenko, científico ruso. Menciona que Filipchenko introdujo el término basado en las modificaciones mayores de los planes corporales (*Baupläne*). Igualmente, Erwin (2017) asocia la introducción del concepto “macroevolución” por Filipchenko con explicaciones de origen, pues tal definición resalta los mecanismos que generan cambios morfológicos. Así que esta definición tiene un “origen saltacional” para referirse a caracteres que distinguen taxa por arriba del nivel de especie:

“El rol de las explicaciones de origen en los procesos macroevolutivos data, al menos, desde finales del siglo XIX en forma de visiones macromutacionistas y ortogenéticas” (Erwin, 2017, p.36).

Después, cuando Theodosius Dobzhansky en 1937 introdujo el término en las discusiones relacionadas con el marco de la SM, se añadió la temporalidad para hacer distinción entre los procesos microevolutivos que pueden ser estudiados en el tiempo de la vida humana y los cambios macroevolutivos que requieren millones de años. Esto como consecuencia incluyó interacciones abióticas de cambios ambientales globales en el estudio de la macroevolución. Así mismo, Erwin señala que con Dobzhansky y George Gaylord Simpson (arquitectos de la SM), el término se aplicó a explicaciones distribucionales<sup>4</sup> (véase, Erwin, 2017; Hautmann, 2020).

La tercera definición analizada por Hautmann es el de la evolución como resultado del *sorting*<sup>5</sup> de variación interespecífica<sup>6</sup>, específicamente el *sorting* de especies, en contraste con el *sorting* en los individuos de una población que está asociado a la microevolución. Con la Teoría Jerárquica de la Evolución de la década de los ochenta se amplió la ontología de los agentes sujetos a selección y *sorting* (Eldredge, 1985; para una discusión al respecto, véase Fábregas-Tejeda & Vergara-Silva, 2018b). Sobre esta definición Hautmann concluye que permite una clara separación conceptual entre la microevolución y la macroevolución (véase, Hautmann, 2020, p. 4).

En resumen, las tres definiciones expuestas son:

1. Macroevolución como la evolución de taxa de rangos supraespecíficos: asociada con cambios de caracteres en los planes corporales y, por tanto, con explicaciones

---

<sup>4</sup> Erwin retoma al filósofo de la biología Peter Godfrey-Smith sobre el tipo de explicaciones evolucionistas: las explicaciones de origen y las distribucionales. Estas últimas se refieren a explicaciones que ya asumen la existencia de variantes. Godfrey-Smith dice: “Cuando damos una explicación distribucional asumimos la existencia de un conjunto de variantes en una población y explicamos por qué tienen esa distribución, o por qué su distribución cambió” (Godfrey-Smith, 2014, p.38). En las explicaciones de origen, se explica la aparición original de las variantes.

<sup>5</sup> El *sorting* es la supervivencia y reproducción diferencial.

<sup>6</sup> La variación interespecífica es la variación entre especies distintas, a diferencia de la variación intraespecífica: aquella variación dentro de las poblaciones.

de origen que actualmente resultan compatibles con explicaciones desde la biología evolutiva del desarrollo.

2. Macroevolución como término fenomenológico de la evolución a una larga escala temporal: incluyendo al estudio del fenómeno los cambios globales ambientales (factores abióticos, además de bióticos) y
3. Macroevolución como la evolución que es guiada por el *sorting* de variación interespecífica, asociada con la selección de especies y la Teoría Jerárquica de la Evolución (véase Hautmann, 2019).

Para concluir, las distintas definiciones de macroevolución complejizan su estudio y análisis. Esto se expondrá en la siguiente sección.

## ***II.2 El estudio de la macroevolución atravesado por diversos campos de investigación***

“Muchos campos y enfoques evidencian, cuantifican, y analizan la macroevolución. Las teorías macroevolutivas proveen nuevos campos epistémicos para explicar la evolución en el *pasado profundo*” (Serrelli & Gontier, 2015, p. 1; énfasis añadido). La cita anterior resume lo que expondrá esta sección: la complejidad en el estudio de la macroevolución por diversos campos de investigación, incluyendo la filosofía de las ciencias evolucionistas. Dado que la macroevolución puede ser considerada formadora de teorías y conceptos, se puede analizar entonces desde perspectivas epistemológicas, metodológicas y teórico-conceptuales.

Serrelli & Gontier (2015) ejemplifican con una serie de ensayos en su libro “Macroevolución. Explicación, Interpretación y Evidencia” (*Macroevolution. Explanation, Interpretation and Evidence*) la diversidad de campos de investigación relacionados con la macroevolución, sobre todo aquellos ligados históricamente con la neontología<sup>7</sup> y sus disciplinas. Además de exponer la complejidad de la macroevolución por su agenda de investigación con

---

<sup>7</sup> La neontología se refiere al estudio de los organismos vivos. De acuerdo con Sepkoski, el término se remonta a finales del S. XIX en un ensayo de revisión en *Nature* por un autor anónimo (Sepkoski, 2012, p.52). De acuerdo con Currie, la neontología se centra en el proceso microevolutivo (Currie, 2019, p.2).

múltiples preguntas provenientes de distintas ciencias, igualmente exponen su complejidad como fenómeno evidenciado en casos de estudio.

Las “áreas consolidadas” que estudian la macroevolución son: paleontología, sistemática, geología, ecología, filogenética, biología evolutiva del desarrollo, genética de poblaciones, biología de la conservación, biología teórica, biofísica y filosofía de las ciencias evolucionistas (Serrelli & Gontier, 2015, p.7). También la macroevolución es estudiada por las ciencias sociales y humanas: “Hoy en día, las ciencias socioculturales y las humanidades clásicas están abrazando un enfoque evolucionista para estudiar los rasgos de comportamiento humano, lenguajes y culturas. Tal enfoque por necesidad requiere una perspectiva macroevolucionista” (Serrelli & Gontier, 2015, p.18). En esta sección se hará más énfasis en el estudio de la macroevolución por las distintas disciplinas de la neontología, en especial la ecología y la biología evolutiva del desarrollo.

El estudio de la macroevolución por enfoques provenientes de la ecología ha tenido un desarrollo histórico que autores como David Sepkoski, David H. Hembry y Marjorie G. Weber han expuesto y analizado. De acuerdo con sus trabajos, ya desde la década de los cincuenta los fundadores de la SM, principalmente el paleontólogo George Gaylord Simpson y el biólogo Bernhard Rensch, argumentaban que los factores bióticos tenían una influencia en la macroevolución (Hembry & Weber, 2020; Erwin, 2017).

Para la década de los sesenta, de acuerdo con Sepkoski (2012), hubo un mayor énfasis en los factores bióticos y su influencia en la evolución a escala geológica. Ocurre un florecimiento en la investigación macroevolutiva usando datos fósiles y conceptos de la ecología evolutiva. Los trabajos de los ecólogos G. Evelyn Hutchinson y Robert MacArthur proveyeron de análisis matemáticos para estudiar las dinámicas e interacciones ecológicas entre especies (relaciones interespecíficas). Estos análisis matemáticos influenciaron a la paleontología para el estudio de tasas de extinción y especiación. Posteriormente esta influencia de la ecología amplió el estudio de otros patrones macroevolutivos como: diversidad, riqueza de especies, supervivencia y radiaciones adaptativas en las dos siguientes décadas (véase Sepkoski 2012, pp. 114-123). En ese tiempo, la investigación desde la paleontología y la ecología evolutiva estaba enfocada en

entender las interacciones ecológicas y su impacto en la evolución a una escala temporal geológica.

Asimismo, sobre este período de la historia de la ecología y la macroevolución, Hembry y Weber mencionan lo siguiente: “Los paleontólogos también estaban haciendo un progreso emocionante en el problema de cómo las interacciones ecológicas afectan la evolución de rasgos y la diversificación de linajes usando organismos extintos” (Hembry & Weber, 2020, p.225).

Habría que mencionar también las observaciones de Hembry y Weber sobre la influencia de los métodos filogenéticos comparativos en la investigación de la macroevolución por la ecología evolutiva. El uso de modelos filogenéticos comparativos ha centrado el estudio de la macroevolución en los patrones evolutivos, por lo que los procesos que dan cuenta de esos patrones o de la relación entre interacciones ecológicas y la dinámica de clados aún no está claro: “Notamos que ha habido un cambio en la literatura neontológica reciente hacia la descripción de la macroevolución en términos de patrones, en lugar de procesos” (Hembry & Weber, 2020, p. 234).

Adicionalmente, Erwin (2017) ha estudiado el rol de las interacciones ecológicas en las innovaciones y novedades evolutivas<sup>8</sup>, analizando la relación entre éstas y los orígenes de la variación, que asocia con enfoques provenientes de la biología evolutiva del desarrollo con conceptos como redes genéticas del desarrollo (GRNs, según la abreviatura en inglés), kernels y modularidad (véase Erwin, 2017). Un ejemplo de esto está en cómo Erwin expone las novedades evolutivas: “Novedad evolutiva involucra el origen de caracteres ontogenéticos individuales y cuasi-independientes” (Erwin, 2016).

Otros paleontólogos como James W. Valentine mencionan otros elementos como el “sistema genético regulatorio”, los factores de transcripción y los genes homeobox para dar explicaciones del origen de taxa superiores, relacionando tales conceptos de evo-devo con el aumento en el nivel de complejidad de las células en organismos pluricelulares (principalmente

---

<sup>8</sup> Para Erwin es importante hacer una distinción entre innovación y novedad evolutiva. De acuerdo con él, la innovación refleja los procesos que llevan al éxito ecológico y evolutivo de una novedad. Mientras que una novedad evolutiva es el origen de una nueva identidad de carácter, en lugar de estados de carácter (véase Erwin, 2016).

animales). Para Valentine, la explosión del Cámbrico fue una radiación de un mismo nivel de complejidad y lo relaciona con la complejidad celular y genómica (véase Valentine, 2004).

Stephen Jay Gould estuvo interesado en las heterocronías y con los avances de evo-devo a partir del descubrimiento de los genes *Hox*. Al respecto, Nathalie Gontier menciona que: “Gould era un verdadero visionario de las escuelas de evo-devo que emergieron con el descubrimiento del complejo de genes homeobox y de los genes regulatorios homeóticos en general” (Gontier, 2015, p.246). Gould discute en su libro de divulgación científica “Dientes de gallina y dedos de caballo” cómo entiende la evolución y el adaptacionismo, señalando algunas ideas de evo-devo como la de constreñimientos o sesgos ontogenéticos:

No habitamos en un mundo perfecto en el que la selección natural escudriña implacablemente todas las estructuras orgánicas, moldéandolas después para un óptimo de utilidad. Los organismos heredan una forma y un estilo de desarrollo embrionario; estos imponen determinadas constricciones sobre los futuros cambios y adaptaciones. En muchos casos, las rutas evolutivas reflejan esquemas heredados, más que exigencias ambientales de hoy. Estas herencias limitan, pero también ofrecen oportunidades. La flexibilidad primaria de la evolución puede surgir de los subproductos no adaptativos que ocasionalmente permiten a los organismos lanzarse a nuevas e impredecibles direcciones (Gould, 1983, p. 169).

Como se ha expuesto hasta ahora, las explicaciones de origen en la macroevolución recurren a los avances y conceptos de evo-devo desde el descubrimiento de los genes *Hox*. Mientras que, para las explicaciones distribucionales, la ecología evolutiva, la filogenética y la biogeografía han sido de gran interés y apoyo para el estudio de la macroevolución.

Hasta ahora, es evidente que el estudio de la macroevolución ha estado asociado con la paleontología y la neontología, aunque ambas “hayan separado sus caminos”: “Sin embargo, curiosamente, los programas de investigación paleontológicos y neontológicos siguen progresando independiente uno de otro, a pesar de sus raíces históricas compartidas y sus

similitudes en preguntas y teorías” (Hembry & Weber, 2020, p.227). En el siguiente capítulo se ahondará sobre ambas ciencias y su relación con el estudio de la macroevolución.

Aún exponiendo lo anterior, es importante mencionar que, de acuerdo con Nathalie Gontier (2015, p.242), “[l]a perspectiva macroevolucionista como la conocemos ahora ha sido introducida desde el campo de la paleontología por Niles Eldredge y Stephen J. Gould a principios de setenta cuando la Síntesis Moderna estaba ya formada y en expansión”.

## Capítulo III.

### Paleobiología, neontología y macroevolución

La macroevolución comprende tradiciones de investigación múltiples y distintas, incluyendo a la paleobiología (que usa información fósil para entender la evolución a largo plazo) y la investigación neontológica de la evolución a largo plazo (que usa datos de rasgos de especies contemporáneas y filogenias para modelar la historia evolutiva). Mientras que estos enfoques han estado conectados históricamente y se plantean preguntas similares, difieren en sus limitaciones inherentes y han progresado relativamente independiente (Hembry & Weber, 2020, p.216).

En el capítulo anterior se mencionaron las distintas ciencias que estudian la macroevolución. Se hizo énfasis en las disciplinas de la neontología y la paleobiología como ciencias que históricamente han estado relacionadas una con otra mediante el estudio de la evolución a largo plazo. En esta sección se ahondará en cómo se define la neontología y la paleobiología, así como algunas reflexiones de filósofos e historiadores de la paleobiología sobre la relación entre ambas.

#### **III.1 Paleobiología**

La paleobiología es definida como el estudio de la biología de los organismos extintos, de acuerdo con el historiador de la ciencia David Sepkoski (2012). Este término fue usado en las últimas décadas del siglo XX y, según el recuento de Sepkoski, el registro más temprano del uso de esa palabra proviene de 1893 en un artículo en el *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, por Buckman (Sepkoski, 2012).

Sepkoski expone a la paleobiología como el resultado del desarrollo de la paleontología moderna y sobre todo de un movimiento que él nombró “La Revolución Paleobiológica”. El autor delimita este movimiento en el período que va de 1970 a 1985, durante el cual se desarrollaron las teorías macroevolutivas del Equilibrio Puntuado de Eldredge y Gould (1972), además de la Teoría Jerárquica de la Evolución de Niles Eldredge (1985). Esto fue de gran relevancia, pues antes de este período la paleontología carecía de sus propias teorías evolutivas. En estos años, también se

desarrollaron las primeras simulaciones a computadora de procesos evolutivos de larga escala (Sepkoski & Ruse, 2009; Sepkoski, 2012).

Es importante mencionar brevemente el desarrollo de la paleontología moderna según Sepkoski (2012). El historiador plantea tres etapas del desarrollo de la paleontología moderna: el inicio abarca de 1945 con la publicación de *Tempo and Mode in Evolution* de George G. Simpson hasta 1960. Durante este primer período, se introdujeron en la paleontología métodos analíticos y cuantitativos inspirados en la genética de poblaciones para estudiar patrones macroevolutivos (extinciones principalmente), por lo que durante este período el trabajo paleontológico estaba más explícitamente conectado con la agenda de la SM. Además, se hicieron esfuerzos institucionales y académicos al promover una agenda paleobiológica gracias a Norman Newell (Sepkoski & Ruse, 2009; Sepkoski, 2012). También, a partir de los modelos cuantitativos que introdujo Simpson para el estudio del registro fósil, se demostró que este puede ser usado más allá de datar eventos pasados y puede ser una importante fuente de información evolutiva para construir teorías. Simpson impulsó esta agenda con sus libros *Tempo and Mode in Evolution* (1944) y *Quantitative Zoology* (1939). Sobre esto, Sepkoski y Ruse (2009) mencionan que Gould describía el trabajo de Simpson como “dibujar modelos” (Sepkoski & Ruse, 2009, p.25).

El segundo período lo delimita de 1960-1970, caracterizado por un acercamiento entre la ecología y la paleontología: el desarrollo de la “paleoecología”. Sepkoski afirma que este campo fue, en gran parte, una extensión del movimiento en la ecología teórica de G. Evelyn Hutchinson y Robert MacArthur. Por otra parte, en el tercer período, Sepkoski afirma que este desarrollo fue un prerrequisito para la síntesis de la paleobiología moderna pues muchos métodos y objetivos de la paleoecología se volvieron centrales en la paleobiología de los setenta (véase Sepkoski, 2012).

Entonces, la paleobiología para Sepkoski tiene tres fases: la primera de la década de los cincuenta, la paleoecología de la década de los sesenta y la fase revolucionaria de 1970-1985. Una característica de cada período es que los paleontólogos cruzaron límites disciplinarios para importar nuevas metodologías (véase Sepkoski, 2012; Sepkoski & Ruse, 2009).

Volviendo a la llamada Revolución Paleontológica, Turner (2011) expone que representó un movimiento de dirección a la paleontología evolutiva, es decir: la paleobiología se desarrolló cómo una subdisciplina que estudia la evolución organísmica y no sólo como una ciencia descriptiva del pasado geológico. Así, la paleobiología se centra en el estudio de la macroevolución. Sepkoski y Ruse (2009) mencionan que la naturaleza del cambio también implicó reinterpretaciones teóricas y cuantitativas de los patrones de evolución y extinción.

Durante esta fase revolucionaria, el establecimiento de la revista *Paleobiology* fue muy importante. Sobre *Paleobiology*, Sepkoski & Ruse (2009) mencionan :

La intención explícita detrás de esta revista fue promover nuevos métodos y preguntas paleontológicas y desde su inicio sirvió como el órgano primario para los estudios cuantitativos en macroevolución y extinción. Sin embargo, otro rol igualmente importante que jugó la revista fue como portavoz de los manifiestos que promovía la nueva agenda (Sepkoski & Ruse, 2009, p. 35).

Para paleobiólogos herederos de los cambios que ocurrieron en el desarrollo de la paleontología moderna y sobre todo en la Revolución Paleobiológica, hay enfoques necesarios para el estudio de la macroevolución, con un énfasis en la importancia de la jerarquía y selección multinivel; igual de importante es el reconocimiento de escalas espacio-temporales globales y geológicas.

En este sentido, David Jablonski expone en su artículo de 2017 “Enfoques sobre la Macroevolución 1: Conceptos Generales y Origen de la Variación” (*Approaches to Macroevolution 1: General Concepts and Origin of Variation*) cómo estudiar la macroevolución, sosteniendo que: “Los enfoques a la macroevolución requieren la integración de sus dos componentes fundamentales, i.e. el origen y la supervivencia y reproducción diferencial [*sorting*] de la variación, en un marco de trabajo jerárquico” (Jablonski, 2017a, p.427). Este “marco de trabajo jerárquico” implica una visión multinivel y multiescala de la evolución: reconoce “una organización jerárquica y dinámicas de unidades genealógicas” (Jablonski, 2017a, p.428).

El breve recuento de la historia del desarrollo de la paleobiología moderna resulta importante porque, antes de los períodos descritos brevemente en esta sección, la paleontología era una ciencia entrenada bajo las líneas de la geología más que para los biólogos evolutivos (sobre todo los genetistas), y se limitaba a ser una ciencia descriptiva (véase Sepkoski & Ruse, 2009, Sepkoski, 2012).

Además, Sepkoski menciona que a principios del siglo XX la paleontología estuvo muy aislada de disciplinas de la biología así como de otras disciplinas evolucionistas, esto se debió al “giro genético” que ocurrió en la biología después de los descubrimientos de Mendel (véase Sepkoski & Ruse, 2009, p. 18).

### ***III.2 Las teorías de la Revolución Paleontológica: Equilibrio Puntuado y Teoría Jerárquica de la Evolución***

Ya se ha mencionado en secciones anteriores que durante la Revolución Paleobiológica surgieron las primeras teorías macroevolucionistas y que estas teorías (sobre todo la Teoría Jerárquica de la Evolución) han sido heredadas a los paleobiólogos contemporáneos. Los paleobiólogos que retomo en esta tesis son considerados paleobiólogos jerárquicos, es por ello que exponer brevemente estas teorías es importante.

Empezaré con la teoría del Equilibrio Puntuado. Fue publicada por primera vez en *Models in Paleobiology*, con el título: “Equilibrio Puntuado: “Una alternativa al gradualismo filético” (*Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism*) en 1972. Posteriormente, en 1977 Eldredge y Gould publicaron la segunda versión del manuscrito: “Equilibrio Puntuado: El Tiempo y Modo en la Evolución Reconsiderado” (*Punctuated Equilibrium: The Tempo and Mode of Evolution Reconsidered*) en la revista *Paleobiology*, con más evidencias empíricas (para una revisión histórica, véase Sepkoski & Ruse, 2009).

El Equilibrio Puntuado (EP) parte de considerar las brechas del registro fósil como realidad empírica y no como falta de información. Desde la perspectiva de la SM, la evolución gradual mostraría en el registro fósil la transición de formas (gradualismo filético) y si esto no ocurre es por la imperfección en el registro fósil (Sepkoski & Ruse, 2009).

Para Eldredge y Gould esa “falta de información” es en realidad información de cómo ocurre la macroevolución: las especies se originan en un período geológico corto y una vez se originan no hay un cambio morfológico aparente por períodos geológicos largos (períodos de equilibrio). A los períodos donde no hay un cambio morfológico aparente los denominaron “estasis” (*stasis*) y propusieron la especiación peripátrica para explicar el rápido origen de las especies. El largo equilibrio era “puntuado” por una rápida especiación (véase Sepkoski & Ruse, 2009).

Sobre las implicaciones del EP, Sepkoski (2009) menciona: “Esta teoría presentó varias revisiones significativas a la teoría darwiniana de la evolución: al sugerir que las *especies pueden actuar como unidades independientes en la selección natural*” (Sepkoski, 2009, p. 304; énfasis añadido). La cita anterior implica la visión que Gould y Eldredge tenían sobre las especies: “especies como entidades discretas con nacimientos, historia y muertes” (Eldredge, 2012, p.5). Esta forma de ver a las especies como unidades sujetas a selección natural implica la existencia de un *sorting* de especies, lo que está relacionado con un enfoque jerárquico de la evolución.

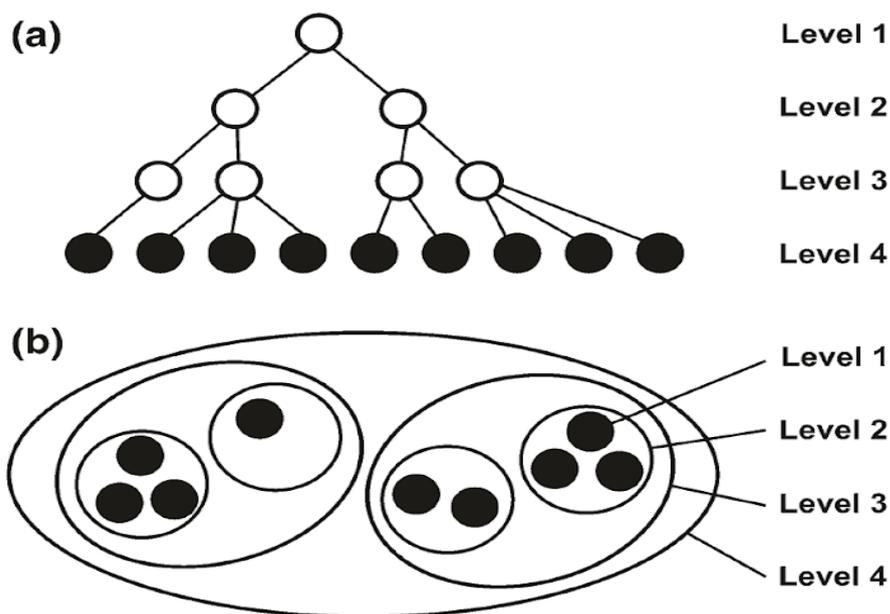
Sobre este enfoque jerárquico y la Revolución Paleobiológica, Turner y Havdast mencionan: “De hecho, algunos teóricos ven a la revolución paleobiológica como contribuyente a la ‘expansión jerárquica’ de la teoría evolucionista” (Turner & Havdast, 2019, p. 4).

El EP no fue la única propuesta que ayudó al desarrollo del pensamiento jerárquico. Niles Eldredge en su libro: “La Síntesis Incompleta. Jerarquías Biológicas y Pensamiento Evolucionista Moderno” (*Unfinished Synthesis. Biological Hierarchies and Modern Evolutionary Thought*) publicado en 1985, expone una visión jerárquica de la evolución.

Para Eldredge (1985) los sistemas biológicos siguen un principio organizacional de jerarquías anidadas. Estas jerarquías están basadas en el principio de “incremento de inclusividad” (*inclusiveness increasing*). Con este principio, los niveles que componen los sistemas biológicos (desde los genes hasta los ecosistemas) se van agregando para conformar un todo.

Los sistemas biológicos vistos desde este enfoque están constituidos por propiedades agregadas y también por propiedades emergentes. Eldredge piensa a los niveles jerárquicos como “discretos y cuasi-independientes”, permitiendo interacciones complejas entre y dentro niveles (Eldredge & Tëmkin, 2016, p. 21). A partir de esto, propone flujos de causalidad ascendente y descendente, en la que hay una asimetría de efectos. Esto quiere decir que los procesos y cambios que ocurren a niveles superiores siempre tendrán efecto en los niveles más bajos, mientras que cambios en niveles inferiores no necesariamente tendrán consecuencia en los superiores (Eldredge & Tëmkin, 2015).

Además, los sistemas biológicos están compuestos por sistemas interconectados: la jerarquía económica (componentes ecológicos o “económicos”) y la jerarquía genealógica (componentes reproductivos: los genes, los organismos) (véase Eldredge, 2016; Eldredge & Tëmkin, 2015). Eldredge ha esquematizado el sistema jerárquico y anidado que propone:



**Figura 1:** Diagramas que representan la jerarquía anidada propuesta por Eldredge. En el diagrama de Venn se esquematiza mejor el principio de incremento de inclusividad. Imagen reproducida de Tëmkin y Eldredge (2015, p. 185).

El resultado de la propuesta del EP y la TJE se puede sintetizar con la siguiente cita de la filósofa de la ciencia Nathalie Gontier: “Eldredge y Gould llevaron el razonamiento más lejos al

‘evolucionar’ y ‘genealogizar’ no solo las especies, sino también los taxa superiores” (Gontier, 2015, p.244).

Para finalizar esta sección sobre el pensamiento jerárquico, podemos retomar una cita a Gould que hace Sepkoski: “Si la evolución funciona en niveles jerárquicos (como lo hace) y si las teorías emergentes de macroevolución tienen un estatus independiente dentro de la teoría evolucionista (como lo están), entonces la paleontología podría convertirse en un par igualitario entre las disciplinas evolucionistas”(Gould, 1980, como se citó en Sepkoski & Ruse, 2009).

### **III.3 Paleobiología y Neontología**

La neontología es un término que, de acuerdo con Sepkoski, se remonta a finales del S. XIX en un ensayo de revisión en *Nature* por un autor anónimo haciendo uso de la palabra en la literatura para referirse al estudio de los organismos vivos (Sepkoski, 2012, p. 52). De acuerdo con Currie, la neontología se centra en el proceso microevolutivo (Currie, 2019, p.2).

En su texto “Paleobiología y Filosofía”, Currie (2019) menciona que Gould restringe la neontología al estudio de organismos modernos en escalas temporales cortas, pero apunta que la neontología también estudia escalas temporales largas, por ejemplo, mediante la filogenética. Currie entonces menciona una diferencia fundamental entre ambas ciencias respecto a su estudio en escalas temporales largas o, como él refiere, al “pasado profundo”, y es que la paleobiología se centra mediante su principal evidencia que es el registro fósil en reconstruir el pasado evolutivo: “Involucra, entonces, caracterizar esos patrones empíricamente, modelarlos, y desarrollar teorías explicativas pertenecientes a estos. También involucra el desarrollo de narrativas sobre aspectos del árbol de la vida, conectándolas con eventos climatológicos, geográficos y geológicos” (Currie, 2019, p. 2).

Currie (2019) señala, de igual modo, que la paleobiología es propiamente una ciencia histórica y la neontología utiliza herramientas experimentales en organismos existentes, en los llamados organismos modelo; esta distinción “experimental-histórica” lleva consigo situaciones epistémicas distintas para los neontólogos y para los paleobiólogos (véase Currie & Turner, 2016; Currie, 2019; Turner & Havstad, 2019).

Otra distinción entre paleobiología y neontología es institucional. Históricamente la paleontología estaba enmarcada en las líneas de la geología e institucionalmente no tenía departamentos propios, sino que eran parte de los institutos de geología. El tener paleontólogos con entrenamiento en geología fue algo que cambió durante el desarrollo de la paleontología moderna. El cambio implicó, entre otras cosas, que paleontólogos se entrenaran más en biología (Sepkoski & Ruse, 2009; Sepkoski, 2012).

No obstante de que el desarrollo de la paleontología moderna implicó esfuerzos institucionales y académicos para llevar su propia agenda de investigación, Currie menciona que actualmente no existen los departamentos de paleontología *per se* en las universidades y se encuentra a paleontólogos dentro de instituciones en biología, geología, veterinaria y antropología, e incluso en museos. Lo anterior lleva a Currie a concluir que “los paleontólogos, entonces, tienen entrenamiento diferente, un kit de herramientas teóricas de su propia cosecha y casas institucionales separadas de los neontólogos” (Currie, 2019, p.3).

#### **III.4 Filosofía de la Paleobiología y macroevolución**

Esta sección de filosofía de la paleobiología y macroevolución es esencial porque muchos análisis de la filosofía de la paleobiología están enfocados en analizar su relación con la neontología. De acuerdo con Turner & Havstad (2019), una de las preguntas de trabajo filosófico en la teoría macroevolutiva es cómo está relacionada la macroevolución con la microevolución. Un punto de partida ha sido cómo la TEE ha explicado los patrones macroevolutivos. Además, Turner y Havstad señalan: “la distinción entre macroevolución y microevolución a veces refleja la distinción entre paleontología, con su enfoque en el registro fósil, y neontología, con su enfoque en poblaciones observables y existentes” (Turner & Havstad 2019, párr. 5). Para estos autores, hablar de filosofía de la macroevolución involucra también hablar sobre las teorías evolucionistas propuestas desde la paleobiología (EP, TJE) y el desarrollo de pensamiento jerárquico dentro de la paleobiología (véase, Turner & Havstad, 2019).

La relación entre paleontología y neontología como parte de trabajo de filósofos de esta ciencia se encuentra también en el texto de Adrian Currie (2019), “Paleobiología y Filosofía”

(*Paleobiology and Philosophy*), en el que desarrolla un bosquejo de la filosofía de la paleobiología partiendo de un análisis sobre las diferencias entre ésta con la neontología. Resalta la diferencia de procesos que ambas estudian, donde nuevamente se encuentra la dicotomía micro-macroevolución (Currie, 2019). Además, en este texto, Currie menciona que las filósofas y filósofos de la paleobiología están interesados en diversos temas: en el registro fósil y lo que puede inferirse de éste, en la naturaleza de la macroevolución, en la epistemología del pasado profundo (*deep past*) y en las teorías y prácticas de la paleontología, de modo que hay una diversidad de intereses en la filosofía de esta ciencia.

Sobre lo anterior, Currie menciona: “Considerando el desorden de la distinción paleobiología/neontología, la filosofía de la paleobiología no es en sí misma una cosa claramente delineada. Y no debería serlo: parte de lo que la hace útil, poderosa e interesante es su flexibilidad y límites porosos” (Currie, 2019, p. 3).

### ***III.5 Debate micro-macroevolución***

Nathalie Gontier (2015) hace una revisión histórica de la dicotomía micro-macroevolución en su texto “Uniando micro- con macroevolución en una Síntesis Extendida: Reintegrando la historia natural de la vida en los estudios evolucionistas” (*Uniting Micro- with Macroevolution into an Extended Synthesis: Reintegrating Life’s Natural History into Evolution Studies*). En su texto, expone un análisis de dos “culturas científicas” distintas: la escuela microevolucionista (que provee explicaciones mecanísticas) y la macroevolucionista (que recurre a explicaciones históricas de la evolución). La primera también es referida como microreduccionista y la última como macroholística.

Sobre el análisis de la relación de estas dos culturas científicas menciona que: “Durante los 70 hubo un choque epistémico entre los microreduccionistas (ultra-Darwinistas como los llamó Eldredge) y los macroholistas (naturalistas), los últimos estaban investigando la historia evolutiva de la vida y los primeros, los mecanismos que estaban reducidos a lo genético” (Gontier, 2015, p.252).

Este choque ocurrió entre la paleobiología (en el período de la Revolución Paleobiológica, como se expuso en secciones previas) y la Síntesis Moderna. Desde ahí, el debate micro-macroevolución tiene que ver con la oposición y crítica que los paleobiólogos han hecho a la SM, ahora TEE, en su intento de explicar los patrones macroevolutivos mediante procesos microevolutivos. Para entender el debate micro-macroevolución se partirá de exponer cómo la TEE explica la macroevolución y posteriormente exponer las críticas a su explicación a partir del “modelo extrapolacionista” que Gould delinea en su texto de 1980 “¿Hay una nueva teoría general de evolución emergiendo?” (*Is a New and General Theory of Evolution Emerging?*).

Se mencionó anteriormente que, de acuerdo con Erwin (2017), fue Filipchenko quien introdujo el término macroevolución, pero fue su alumno Theodosius Dobzhansky quien lo introdujo en el marco de la SM. El marco conceptual de la SM sostiene que los mecanismos causantes de los patrones macroevolutivos no son distintos a los observados en las poblaciones naturales, teniendo como mecanismo evolutivo principal a la selección natural, pero también reconociendo la acción de la deriva génica, la migración, la reproducción y las micromutaciones como los procesos responsables de los cambios en las frecuencias alélicas de las poblaciones (Dietrich, 2010; Erwin, 2010; 2017). Sobre la explicación de la macroevolución de la TEE, Gould menciona lo siguiente: “El cambio evolutivo es un proceso gradual de sustituciones alélicas en las poblaciones. Los eventos de escalas mayores desde el origen de nuevas especies hasta tendencias evolutivas, representan el mismo proceso extendido en tiempo y efecto” (Gould, 1980, p.114).

Dar cuenta de los patrones macroevolutivos por “rondas consecutivas de microevolución” es lo que Gould expone como el “modelo extrapolacionista”; sus implicaciones están expuestas en Gould (1980). Ahí, argumenta que este modelo implica gradualismo, adaptacionismo, reduccionismo y tiene como última fuente de variabilidad a las micromutaciones (Gould, 1980). Como ya discutimos previamente, anterior a la publicación de este texto y como uno de sus textos más controversiales, Gould ya había propuesto junto con Eldredge la teoría del EP donde el debate micro-macroevolución partió de la discontinuidad observada en el registro fósil. El debate que trajo consigo el EP se centró fundamentalmente en la selección de especies, así como en una

expansión jerárquica de las entidades sujetas a los mecanismos evolutivos clásicos, principalmente la selección natural (Eldredge & Gould, 1972). Lo anterior coincide con la visión que sería articulada en la Teoría Jerárquica de Eldredge (Eldredge 1985; Tëmkin & Eldredge, 2015; para un análisis, véase Erwin, 2017; Fábregas-Tejeda & Vergara-Silva, 2018b; Turner, 2011).

La intensificación del debate en los setenta, de acuerdo con Gontier: “Marcó el inicio del pensamiento macroevolutivo como distinto de la microevolución y una celebración del trabajo realizado por paleontólogos, sistematas, y ecólogos que habían sido eclipsados” (Gontier, 2015, p. 244). Haciendo referencia al recrudescimiento de la SM que excluyó a la ecología y a la biología evolutiva del desarrollo, principalmente, como disciplinas que pudieran explicar las causas y mecanismos de la evolución.

Para concluir esta primera parte de la tesis, retomaré el texto de Serrelli y Gontier: “Las décadas han pasado, y la macroevolución no solo se ha mantenido como un campo de investigación creciente, también se ha entrelazado con más y más áreas de la biología, demandando por sus contribuciones teóricas y empíricas específicas” (Serrelli & Gontier, 2015, p.21).

## Capítulo IV:

### Síntesis Evolutiva Extendida

En las secciones anteriores se expuso que explorar la relación entre paleobiología/neontología ha tenido que ver con la distinción micro-macroevolución, investigada a partir del análisis de cómo la TEE ha explicado la macroevolución y sus críticas al respecto. Ya que un nuevo marco conceptual está emergiendo dentro del evolucionismo contemporáneo, es necesario exponerlo así como sus diferencias con la TEE.

La SEE es un campo de trabajo conceptual nuevo y alternativo al marco conceptual bien establecido de la Teoría Estándar de la Evolución, difiere de ésta principalmente en que la SEE enfatiza las causas organísmicas de la ontogenia, el rol de procesos constructivos del desarrollo en la evolución, las interacciones ecológicas y los sistemas dinámicos de la evolución con la complejidad organísmica, además de sustituir la causalidad unilineal y de un solo nivel de la TEE con una causalidad recíproca y multinivel (Laland et al, 2015; Müller 2017). Gerd B. Müller (2017) expone una de las consecuencias que trae la SEE al evolucionismo contemporáneo: “El campo extendido supera muchas de las limitaciones de la explicación genocentrista tradicional e implica un entendimiento revisado del rol de la selección natural en el proceso evolutivo. Todas estas características estimulan la investigación a nuevas áreas de la biología evolutiva” (Müller, 2017, p.1).

De la cita anterior es importante mencionar lo que apunta Müller sobre el “entendimiento revisado del rol de la selección natural en el proceso evolutivo” y es que, de acuerdo con él, la SEE reconoce el rol de la selección natural multinivel, pero además posibilita la liberación del potencial en la ontogenia. Müller apunta lo siguiente: “Las propiedades generativas de los sistemas en desarrollo son vistas como responsables de producir especificidad fenotípica, mientras que la selección natural sirve para liberar ese potencial ontogenético” (Müller, 2017, p. 7).

Después de exponer de manera general los enfoques de la SEE y sus consecuencias en el pensamiento evolucionista, es necesario mencionar de qué disciplinas parte la estructuración de

este campo conceptual, cuáles son los procesos evolutivos propuestos y cómo se relacionan unos con otros. En la página oficial de la SEE, en su sección “¿Qué es la Síntesis Evolutiva Extendida?” (*What is the EES?*), se menciona que, a partir de la ecología evolutiva, la biología evolutiva del desarrollo y la epigenética se han generado datos que desafían las suposiciones del campo conceptual de la TEE y que, dada su naturaleza teórica, no pueden ser excluidos como participantes en las dinámicas evolutivas. Hay temas específicos de estas disciplinas que han sido analizados y tomados por la SEE: las investigaciones en Evo-Devo, plasticidad ontogenética, herencia inclusiva y construcción de nicho son las más importantes en la estructura conceptual de la SEE (véase, <https://extendedevolutionarysynthesis.com/about-the-ees/>).

De acuerdo con el filósofo e historiador de la ciencia Fábregas-Tejeda (2019), los cuatro pilares conceptuales de la SEE son: la plasticidad fenotípica, Evo-Devo, teoría de construcción de nicho y herencia inclusiva. En esta sección se expondrá brevemente la plasticidad fenotípica, teoría de construcción de nicho, herencia inclusiva y sesgos ontogenéticos. Para una revisión sobre SEE y Evo-Devo, véase Fábregas-Tejeda (2019); Fábregas-Tejeda & Vergara-Silva (2018a).

#### ***IV.1 Plasticidad fenotípica***

Como con el término macroevolución, han habido varias definiciones de plasticidad fenotípica y los enfoques sobre la misma también son variados. La definición más recurrente es: “la habilidad de un genotipo dado a expresar diferentes fenotipos en circunstancias ambientales diferentes” (Sultan, 2021, p.3). También, Sultan (2021) menciona otras definiciones sobre plasticidad como: “cambios inducidos por el ambiente, implicando que el organismo es más pasivo en este proceso” (Sultan, 2021, p.5). Para Sultan, es la definición de West-Eberhard la que abarca “la dualidad” de este proceso al pensarlo como un resultado de la interacción del organismo en su ambiente. Entonces, la definición de plasticidad fenotípica provista por West-Eberhard es: “la habilidad de un organismo de reaccionar a un estímulo ambiental con un cambio en su forma, estado, movimiento o rango de actividad” (West-Eberhard, 2003, p.34).

Así, de acuerdo con autoras como West-Eberhard y Sonia Sultan, la plasticidad es una propiedad fundamental de los organismos vivos y se expresa en la fisiología, la conducta, la

morfología, etc., variando también a lo largo de la ontogenia de los organismos. Es este el enfoque de plasticidad fenotípica que se seguirá y expondrá en esta sección.

Otra discusión importante sobre este proceso es si la plasticidad fenotípica es necesariamente adaptativa o no. De acuerdo con Sultan (2021), no toda expresión plástica es adaptativa. Tomando como punto de partida los casos en los que resulta adaptativa, puede ser de manera directa o indirecta. Estas corresponden a dos hipótesis que, de acuerdo con David Pfennig (2021), son llamadas: “La hipótesis de tiempo adquirido” (*The buying time hypothesis*) y “la evolución guiada por plasticidad” (*Plasticity-led Evolution hypothesis*).

En esta sección se ahondará más en la evolución guiada por plasticidad y se referirá a partir de ahora como PLE por sus siglas en inglés (*Plasticity-led Evolution*). De acuerdo con Pfennig, la PLE es una manera directa en la que la plasticidad conduce a una evolución adaptativa y menciona lo siguiente: “la plasticidad puede facilitar la evolución directamente al exponer variación genética anteriormente no expresada a selección, acelerando así la evolución adaptativa”. Mediante este proceso, se llega a una adaptación inducida por el ambiente (Pfennig, 2021, p. 74). A “la variación genética anteriormente no expresada” se le denomina variación genética críptica (VGC) y es esencial en el proceso de adaptación llevada por plasticidad.

Levis y Pfennig también mencionan que: “La evolución guiada por plasticidad [...] destaca que la evolución adaptativa revela que la selección actúa en la variación *ontogenética* heredable” (Levis & Pfennig, 2021, p. 215; énfasis original). Para estos autores “la variación ontogenética heredable” corresponde a un enfoque sobre el desarrollo y la epigenética *sensu* Conrad Hal Waddington. Sobre este último punto se ahondará más en la sección vi.2 con el trabajo del paleobiólogo Iliam Jackson, quien retoma la PLE para explicar patrones de equilibrio puntuado en el registro fósil.

Los autores también destacan que este proceso tiene un rol importante en algunos patrones macroevolutivos: “En breve, la evolución guiada por plasticidad podría jugar un rol clave en la innovación evolutiva en *todos los niveles de organización biológica*” (Levis & Pfennig, 2021, p.218: énfasis añadido).

Retomando los puntos más importantes de la PLE se puede concluir que es un proceso de evolución adaptativa que es inducido por el ambiente. Engloba el enfoque de plasticidad fenotípica de West-Eberhard (2003), los sistemas ontogenéticos y las redes del desarrollo como modulares y plásticas, así como la canalización y epigenética de Waddington.

Ese proceso de evolución guiada por plasticidad es también importante para la SEE. Fábregas-Tejeda menciona lo siguiente:

La SEE aboga por una visión en la que, en la mayoría de las ocasiones (contraviniendo las expectativas de la TEE), la plasticidad precede al cambio genético (la así llamada '*plasticity-first view of evolution*') y no concede que estos procesos detrás de muchos cambios fenotípicos sean una mera curiosidad de laboratorio (Fábregas-Tejeda, 2019, p.70).

Para la SEE, un proceso muy importante de la plasticidad es justamente el que engloba el cambio adaptativo inducido por el ambiente, mediante la acomodación fenotípica y genética. Sobre esto, mencionan: “La acomodación fenotípica se refiere al ajustamiento mutuo y a menudo funcional de las partes de un organismo durante el desarrollo que típicamente no involucra una mutación genética” (Laland, *et al.*, 2015, p.3).

Otro punto importante de la plasticidad desde la SEE es que Laland y colaboradores (2015) mencionan que a diferencia de los temas provenientes de evo-devo, la plasticidad se centra y ha sido estudiada a nivel poblacional (véase Laland, *et al.*, 2015).

#### ***IV.2 Sesgos ontogenéticos***

Se incluyeron a los sesgos ontogenéticos no como parte de los pilares de la SEE, aunque sí importantes en su marco conceptual, y la razón de este apartado es la importancia de los sesgos ontogenéticos en los trabajos de Iliam Jackson (sección v.4), así como en los de David Jablonski (sección v.5) al tratar la macroevolución.

Los sesgos ontogenéticos, según se tratan dentro de la biología evolutiva del desarrollo, describen la manera en que ciertos cambios en el desarrollo son más accesibles para la evolución que otros (Jackson, 2019).

Los sesgos ontogenéticos han sido enmarcados como una forma de constreñimiento, pero también pueden ser generados por plasticidad ontogenética (véase Jackson, 2019). Podemos resumir los sesgos ontogenéticos con la siguiente oración: “cómo el desarrollo influencia la generación de variación” (Fábregas-Tejeda, 2019, p.66) en el sentido de que no todos los fenotipos morfológicos accesibles a la selección natural se producen de forma igualmente equiprobable.

Y como señala Fábregas-Tejeda (2019, p. 71), en la visión de la SEE: “el concepto refleja sesgos que se dan sobre las direcciones evolutivas de la forma orgánica, al impulsarla (con mayor probabilidad) por canales particulares y definidos de desarrollo”. Laland y colaboradores (2015) lo mencionan así: “Los sesgos ontogenéticos son una fuente mayor de la evolucionabilidad y la explicación de sus mecanismos, prevalencia y dirección son cruciales para entender la diversificación evolutiva” (Laland, *et al.*, 2015, p.5).

Sobre el tema de sesgos ontogenéticos, Jablonka (2021) expone que la SEE (a diferencia de la TEE), reconoce a los sesgos ontogenéticos y la plasticidad como factores iniciales del cambio evolutivo. Los sesgos ontogenéticos son pensados como la generación no azarosa de variantes fenotípicas por los organismos en desarrollo. El organismo desde la visión de la SEE, de acuerdo con Jablonka, tiene agencia (canal Rotman Institute of Philosophy, 2021, 59m42s).

En años recientes se ha evidenciado el potencial de los sesgos ontogenéticos para explicar patrones macroevolutivos y poder ser estudiados en el registro fósil, esto se señalará con más detenimiento en la sección v.4 y v.5.

### ***IV.3 Herencia inclusiva***

La herencia inclusiva es otro tema importante dentro del marco conceptual de la SEE y su importancia se ha vuelto más relevante debido a un incremento en el reconocimiento de otras formas de herencia, además de la transmisión de información genética de padres a hijos y de la más reconocida forma de transmisión no mendeliana: la cultura.

Varias investigaciones desde la epigenética, la biología evolutiva del desarrollo y la ecología han demostrado que los padres transmiten a su descendencia no sólo ADN, sino también

recursos para el desarrollo que permiten la reconstrucción del mismo y de sus nichos ontogenéticos (e.g. RNAs en el óvulo, hormonas), además de interacciones conductuales entre padres e hijos como el cuidado parental y a través de modificaciones parentales de componentes abióticos ambientales y bióticos (e.g. herencia de simbioses, elección de huéspedes, microbioma humano) (véase, Newman & Müller, 2010; Laland et al., 2015; Müller, 2017; Jablonka, 2012).

De acuerdo con Fábregas-Tejeda (2019), la herencia inclusiva de la SEE engloba la evolución en cuatro dimensiones de Jablonka y Lamb (2014), porque incluye no solo a la herencia epigenética, además incluye a la herencia cultural y simbólica (véase, Jablonka, 2012 sobre evolución en cuatro dimensiones; Fábregas-Tejeda, 2019).

#### ***IV.4 Teoría de construcción de nicho***

Relacionado con la herencia inclusiva y las aportaciones de la ecología al campo conceptual de la SEE, es importante exponer la teoría de construcción de nicho que también reconoce a los organismos y a las poblaciones como agentes activos en la evolución.

De manera muy específica, en la TCN los organismos participan activamente en la formación de sus ambientes ontogenéticos, dirigiendo sus presiones selectivas y, por lo tanto, su evolución. Descrito de manera más formal: “la construcción de nicho es el proceso mediante el cual los organismos, a través de su metabolismo, actividades y elecciones modifican su propio nicho y también el de otros organismos” (Laland & Sterelny, 2006, p. 1751).

Los cambios ambientales que se acumulan debido a rondas sostenidas de construcción de nicho a través de las generaciones son conceptualizados como “herencia ecológica” e influyen en la ontogenia de los organismos descendientes. Es decir: la construcción de nicho constituye una forma en la que los factores ambientales son incorporados al desarrollo, demostrando que la complementariedad de los organismos con su medio ambiente no sólo se alcanza por selección natural (Laland et al., 2015). Müller destaca sobre la construcción de nicho que: “La contribución teórica más importante de la construcción de nicho radica en destacar las complejas reciprocidades evolutivas entre la actividad orgánica y el cambio ambiental” (Müller, 2017, p.6).

Son estos los principales temas que abarca la SEE enfatizando las causas organizmicas de la ontogenia y reconociendo representaciones recprocas de causalidad (para un anlisis de esta noci3n, véase Baedke et al., 2021). Estos temas son unificados en el campo conceptual de la SEE a travs de dos conceptos clave: 1. desarrollo constructivo y 2. causalidad recproca (Laland et al., 2015).

1. Desarrollo constructivo: “Se refiere a la habilidad de un organismo de moldear su propia trayectoria ontogénica al responder constantemente, y alterando, estados internos y externos”(Laland et al., 2015, p.6). Este aspecto constructivo toma a los genes no como los controladores y dictadores del fenotipo, sino como parte de la dinámica del desarrollo, lo que involucra interacciones que movilizan una auto-organización en la ontogenia además de reconocer que estas interacciones toman lugar entre varios niveles de organización (conductuales, sociales y culturales). Esto implica, entre otras cosas, que se asume una visión de los sistemas en desarrollo como responsables en la producción de la especificidad fenotípica (Müller, 2017).
2. Causalidad recproca: “el término significa simplemente que el proceso A es causa del proceso B y, subsecuentemente, el proceso B es causa del proceso A, con una retroalimentación potencialmente repetible en cadenas causales” (Laland et al., 2015, p.6). Captura la idea de la ontogenia de los organismos como causa de la evolución y es tomada como una característica común a todos los sistemas evolutivos y sistemas ontogénicos. Según Martínez (2013), la idea de causalidad recproca involucra múltiples entidades y procesos a diversos niveles de organización y a diferentes escalas temporales. Además, la causalidad recproca contrasta con la causalidad unilineal de la TEE, esto implica, de acuerdo con Müller, que: “[...]las poblaciones de organismos no están relegadas a ser recipientes pasivos de presiones selectivas externas” (Müller, 2017, p. 7).

El concepto de desarrollo constructivo ya lleva en sí una causalidad recproca:

La causalidad también fluye desde niveles ‘superiores’ (i.e. más complejos) de organización orgánica a los genes [...]. El desarrollo constructivo no asume un simple mapeo relativamente entre el genotipo y el fenotipo, tampoco asigna un privilegio causal a los genes en el desarrollo individual (Laland et al., 2015, p.6).

Hasta ahora, se han presentado las generalidades teóricas y conceptuales de la paleobiología, la macroevolución y la SEE. En los siguientes capítulos se expondrán los trabajos de tres paleobiólogos para evidenciar el uso común entre la SEE y la paleobiología de teorías, conceptos y enfoques (*explananda*) para explicar fenómenos evolutivos (*explanantia*).

## Capítulo V:

### ***Explananda y explanantia de la paleobiología y la SEE***

Parte del trabajo de la filosofía de la ciencia ha sido caracterizar explicaciones científicas y, por ejemplo, distinguirlas de las que no lo son. Así, se han propuesto varios modelos de explicación científica, aunque muchos surgieron del estudio de la física y química, tratando de aplicarse en la biología.

Actualmente hay varios modelos de explicación científica que surgieron desde (y en contra de) la propuesta del modelo nomológico de Hempel (véase Woodward & Ross, 2021 para consultar modelos de explicación científica; Baillard & Malatarre, 2015 sobre la explicación en la filosofía de la biología). En general, las explicaciones científicas constan del *explanandum* y *explanans*<sup>9</sup>. El primero se refiere al fenómeno a explicar, mientras que el *explanans* alude a los elementos que explican tal fenómeno. Según el modelo de explicación que se siga, el *explanans* debe cumplir ciertas condiciones (por ejemplo, contener una ley, estar relacionado causalmente con el *explanandum*, etcétera) para poder explicar exitosamente al *explanandum* (Okasha, 2002; Woodward & Ross, 2021).

En esta tesis no se seguirá algún modelo de explicación científica particular, pero las nociones de *explanandum* y *explanans* son importantes para relacionar a la SEE y la paleobiología al clarificar qué intentan explicar sobre macroevolución y a qué recursos apelan para hacerlo, e ilustran el caso particular de las explicaciones de fenómenos biológicos.

#### ***V.1 Explananda y explanantia en los fenómenos biológicos***

Comencemos con ejemplo ilustrativo de cómo se caracterizan los *explananda* y *explanantia* en relación con los fenómenos biológicos. Francesca Merlin es una filósofa italiana de la biología con investigaciones centradas en conceptos como el azar, la probabilidad, la herencia y la epigenética en el contexto de la biología evolutiva. En Merlin (2015), ella analiza la relevancia explicativa del ruido ontogenético como *explanans* y también como *explanandum* en las explicaciones de biólogos y biólogas. Así, al considerar el ruido ontogenético (*developmental noise*) como *explanans* de la variación fenotípica que hace único a cada individuo (incluso si es genéticamente

---

<sup>9</sup> *Explananda*: plural de *explanandum* y *explanantia*: plural de *explanans*

igual a otro) y sin cambios ambientales, Merlin (2015) considera al azar como característica del ruido ontogenético, ya que uno de los componentes fundamentales de éste son “los eventos microscópicos azarosos que afectan el proceso de expresión génica”. Merlin (2015, p.93) expone al ruido ontogenético como estocástico, causado por deriva génica. Para concederle un rol explicativo al azar, Merlin toma el análisis de Millstein quien argumenta que el azar puede ser caracterizado en términos causales, por consiguiente, aunque estocástico, implica explicaciones causales legítimas (Merlin, 2015, pp. 102-103). Es por esto que la autora concluye que el ruido ontogenético tiene un valor epistémico como *explanans* de la variación fenotípica.

Por otra parte, analizar el ruido ontogenético como *explanandum* implica, según Merlin, explicaciones seleccionistas-adaptativas en las que se le considera como un rasgo adaptativo para los grupos de organismos, ya sea mantenido por selección natural actuando en caracteres importantes, o para la evolucionabilidad. Entonces, el análisis de la relevancia epistémica del ruido ontogenético como *explananda* de la evolución adaptativa parte de preguntas sobre si es sujeto de selección. En este punto, Francesca Merlin concluye que el ruido ontogenético explicado a partir de cuentas seleccionistas implica explicaciones débiles y, como se mencionó con anterioridad, para esta filósofa de la biología, el ruido ontogenético puede ser explicado como resultado del azar: resultado de la evolución por deriva génica. Otra explicación es por constreñimientos. Concluye con ejemplos de tres explicaciones al ruido ontogenético por constreñimientos que, señala, no resultan incompatibles puesto que miran a diferentes aspectos del fenómeno.

En suma, en la biología evolutiva hay fenómenos que son tomados como *explanans* y como *explanandum*, además que, dada la complejidad del fenómeno evolutivo y de los organismos, pueden haber distintas explicaciones a un fenómeno no necesariamente contradictorias, sino compatibles y hasta complementarias.

Finalmente, para caracterizar los *explananda* y *explanantia* de la paleobiología contemporánea y contrastarlos con los de la SEE, caracterizar los trabajos de David Jablonski, Illiam Jackson y Douglas Erwin en las siguientes secciones es esencial, ya que en sus trabajos

hacen referencia a mecanismos y teorías que están dentro del marco conceptual de la SEE, como son la TCN, la plasticidad fenotípica, herencia inclusiva, acomodación genética y sesgos en el desarrollo. El análisis de algunos de sus trabajos son los casos de estudio de esta tesis.

## ***V.2 Douglas H. Erwin, herencia ecológica, teoría de construcción de nicho y macroevolución***

Douglas Erwin es un paleobiólogo estadounidense, sus temas de interés sobre la macroevolución están relacionados con las extinciones, los períodos de recuperación biótica después de éstas, los retrasos macroevolutivos (*macroevolutionary-lags*) y las innovaciones evolutivas (principalmente). Erwin usa el término macroevolución en dos sentidos: uno descriptivo, al referirse a patrones de larga escala, y otro argumentativo, retomando procesos asociados al origen de la variación.

Para Erwin, una manera de acercarse a explicaciones sobre el origen de la variación es apelando a fuentes genéticas y ontogenéticas de la variación fenotípica diferentes a la mutación. Erwin menciona que hay fuentes diferentes de variación a las propuestas por la TEE para cambios macroevolutivos en la morfología. Por ejemplo, en varios de sus textos menciona la importancia de las GNRs en las explicaciones mecanísticas sobre orígenes (véase, Erwin; 2008, 2010, 2017; Erwin & Davidson, 2019).

Además de las GNRs, Erwin ha considerado en sus trabajos a la TCN, la herencia ecológica y la ingeniería ecosistémica para explicar ciertos patrones macroevolutivos. En el artículo “Macroevolución de la ingeniería ecosistémica, construcción de nicho y diversidad” (*Macroevolution of ecosystem engineering, niche construction and diversity*), Erwin extiende los procesos de construcción de nicho (CN) e ingeniería ecosistémica (IE) con efectos a escala geológica. Parte de la pregunta: ¿Cuál es el impacto a largo plazo de las actividades de construcción de nicho? (véase, Erwin, 2008).

En dicho artículo, aborda las dimensiones macroevolutivas de la ingeniería ecosistémica<sup>10</sup> y argumenta que el incremento con el tiempo de dicha actividad ha tenido un rol importante en la diversidad creciente. Otros fenómenos macroevolutivos que abarca en este texto incluyen: las innovaciones evolutivas y las transiciones evolutivas mayores. Desde su perspectiva, la IE está relacionada con la construcción de nicho cuando hay efectos persistentes en generaciones siguientes, produciendo así una herencia ecológica.

Mientras que en su texto de 2017 “¿Empuje del desarrollo o arrastre ambiental?: Las causas de las dinámicas macroevolutivas” (*Developmental push or environmental pull?: The causes of macroevolutionary dynamics*) discute la importancia de las explicaciones desde Evo-Devo para dar cuenta de los orígenes de taxa superiores y su relación con el aumento de la biodiversidad por cambios ambientales. Además, resalta en estas explicaciones una división entre explicaciones de origen y distribucionales (véase, Erwin, 2017).

### ***V.3 Iliam Jackson, evolución-guiada por plasticidad y sesgos ontogenéticos en el registro fósil***

Iliam Jackson es un paleobiólogo y biólogo evolutivo sueco. En sus investigaciones explora los sesgos ontogenéticos en el registro fósil. Propone a la ‘evolución guiada por plasticidad’ (expuesta en el capítulo IV) como un proceso que da cuenta de los patrones del registro fósil descritos por la teoría del EP de Gould y Eldredge y la Teoría de Evolución Cuántica de George Gaylord Simpson (Jackson, 2017; 2019).

En secciones anteriores se expuso sobre PLE y el enfoque que la SEE tiene sobre la plasticidad fenotípica. Igualmente para Jackson este proceso describe un tipo de evolución en la que el ambiente no sólo selecciona, sino que también induce variación fenotípica: “La evolución guiada por plasticidad describe un modo de evolución en el que el ambiente juega un rol fundamental en inducir y, subsecuentemente, seleccionar la variación fenotípica” (Jackson, 2019, p.3).

---

<sup>10</sup> La ingeniería ecosistémica se enfoca en una dimensión ecológica e involucra la modificación en la disponibilidad de recursos. Un ejemplo es la creación, alteración y destrucción del hábitat (véase Erwin, 2008).

Sobre el proceso de PLE en el registro fósil, Jackson lo resume de la siguiente manera: “La acumulación y la liberación de variación genética críptica, durante períodos de selección estabilizadora y estrés ambiental respectivamente, describe la operación de la evolución guiada por plasticidad” (Jackson, 2019, p.4).

Este proceso cíclico da como resultado en el registro fósil patrones de equilibrio puntuado. La estasis se presenta cuando la variación genética críptica (VGC) se acumula por canalización ontogenética y por selección estabilizadora, y el cambio morfológico rápido se suscita mediante la liberación de la variación genética críptica y reacomodación de las GNRs en el paisaje epigenético (véase, Jackson, 2017).

El proceso cíclico también responde a la Evolución Cuántica de Simpson:

1. Una fase no adaptativa donde se pierde el equilibrio del grupo (estrés ambiental, inducción en la liberación de la VGC).
2. Una fase preadaptativa, con presión selectiva sobre el grupo cambiando el equilibrio del mismo (reacomodo de las GNRs, generación de nuevas rutas ontogenéticas).
3. Fase adaptativa con un nuevo equilibrio (acción de la selección estabilizadora y la canalización del desarrollo, nuevamente acumulación de VGC).

Para concluir esta sección, de la tesis doctoral de Jackson es importante resaltar ciertas ideas y enfoques importantes:

- (1) Para Jackson (2017) la variación es continua y no discreta, (2) la selección natural opera en el fenotipo y (3) Jackson piensa en el desarrollo como constructivo en lugar de programado.

Sobre el primer punto Jackson menciona que: “Ver a la variación morfológica en términos de un espectro continuo en lugar de categorías discretas o caracteres permite el desarrollo de nuevas metodologías, así como la investigación de hipótesis nuevas” (Jackson, 2017, p.17).

Respecto al segundo punto, Jackson dice: “La conceptualización del nivel en el que la selección natural opera es más que un simple argumento semántico. Llama la atención a la compleja naturaleza de la relación entre genotipo, fenotipo y ambiente” (Jackson, 2017, p. 39). En la cita anterior también se expone su enfoque del desarrollo como constructivo.

Volviendo a la selección natural operando en los fenotipos, en lugar de los genotipos, Jackson menciona que debido a la naturaleza estable de las redes genéticas del desarrollo y

también a su plasticidad, queda el genoma blindado de la acción de la selección natural (lo que permite la acumulación de la variación genética críptica) (véase, Jackson, 2017). Expuesto lo anterior se puede resumir que Jackson toma enfoques de distintas disciplinas de la biología como Evo-Devo (al destacar las redes genéticas del desarrollo), la epigenética *sensu* Waddington y la plasticidad fenotípica de West-Eberhard (2003), además de resaltar y partir del desarrollo constructivo fundamental para la SEE.

#### ***V.4 David Jablonski y la macroevolución***

David Jablonski es un paleobiólogo estadounidense y estudioso de las extinciones. En esta sección se expondrán sus trabajos teóricos sobre la macroevolución. Para Jablonski, hay dos enfoques para estudiar la macroevolución: el origen de la variación y el éxito diferencial de esa variación (*sorting*). Expone estos enfoques en dos artículos del 2017<sup>11</sup> publicados en la revista *Evolutionary Biology*.

Jablonski considera el origen de la variación como no azarosa, por consiguiente, declara que explicarla en términos del desarrollo y no de mutaciones azarosas resulta en una mejor comprensión y estudio de la variación. De ahí, parte como Erwin de las redes genéticas del desarrollo.

La manera en la que Jablonski conecta las GNRs con la macroevolución es con un enfoque jerárquico de las mismas. Para Jablonski estas redes son de naturaleza semi-jerárquica, modular: algunas transiciones son más probables que otras. Así, su naturaleza la relaciona con las diferencias en el comportamiento de clados en el morfoespacio<sup>12</sup>.

La naturaleza jerárquica y modular de las redes tienen para Jablonski implicaciones en la evolucionabilidad, el origen de novedad fenotípica y en los patrones evolutivos en general. Las

---

<sup>11</sup> Los textos de 2017 son los siguientes: “Enfoques sobre la macroevolución 1: conceptos generales y origen de la variación” (*Approaches to Macroevolution 1: General Concepts and Origin of Variation*) y “Enfoques sobre la macroevolución: 2. *sorting* de la Variación, algunos problemas generales, y conclusiones” (*Approaches to Macroevolution: 2. Sorting of Variation, Some Overarching Issues, and General Conclusions*).

<sup>12</sup> El morfoespacio es una representación gráfica multi-dimensional de una forma posible, o estructura de un rasgo fenotípico o hasta un organismo entero.

redes regulatorias también son sensibles a señales ambientales, facilitando así la plasticidad fenotípica (véase Jablonski, 2017a; 2017b; 2020).

Jablonski menciona: “Otro nivel de variación no azarosa está interpuesto entre el genoma y los organismos mediante el desarrollo, con su interacción compleja que involucra múltiples rutas genéticas, células, tejidos y efectos epigenéticos” (Jablonski, 2017a, p. 433). La cita anterior también refleja otra característica que tiene el origen de la variación para Jablonski y es que ésta ocurre a múltiples niveles jerárquicos.

Otro rasgo del estudio del origen de la variación para Jablonski, además de las aportaciones de Evo-Devo, es la epigenética (como se expuso en la cita anterior), involucrando también otros procesos como la asimilación genética y plasticidad fenotípica *sensu* West-Eberhard en un campo de trabajo jerárquico. La siguiente cita ejemplifica lo anterior: “Evaluar el rol de la asimilación genética requerirá de la disección de procesos ontogenéticos de múltiples especies, cada conjunto de especies colocado cuidadosamente en un enmarcado contexto filogenético” (Jablonski, 2017a, p.435).

Respecto al *sorting* de la variación, Jablonski menciona que es también el término usado en un sentido amplio para la selección de especies: “[...] significando la originación y extinción diferencial debido a propiedades biológicas intrínsecas”, por lo tanto incluye patrones de extinciones masivas, diversificaciones, tendencias evolutivas y radiaciones adaptativas: procesos que involucran distintos niveles jerárquicos (Jablonski, 2017b, p.451).

Finalmente, es importante mencionar que, para el estudio del origen y el *sorting* de la variación como lo plantea Jablonski, es necesario la integración de enfoques neontológicos y paleontológicos (véase Jablonski, 2017a; 2017b; 2020).

Otro punto importante en los trabajos de Jablonski está relacionado con los sesgos ontogenéticos. Jablonski propone integrarlos en las dinámicas de los clados. En uno de sus textos más recientes “Sesgos ontogenéticos, macroevolución y el registro fósil” (*Developmental bias, macroevolution and the fossil record*) esboza un programa de investigación para encontrar un

conjunto de reglas generales para los efectos macroevolutivos de los sesgos ontogenéticos (véase Jablonski, 2020).

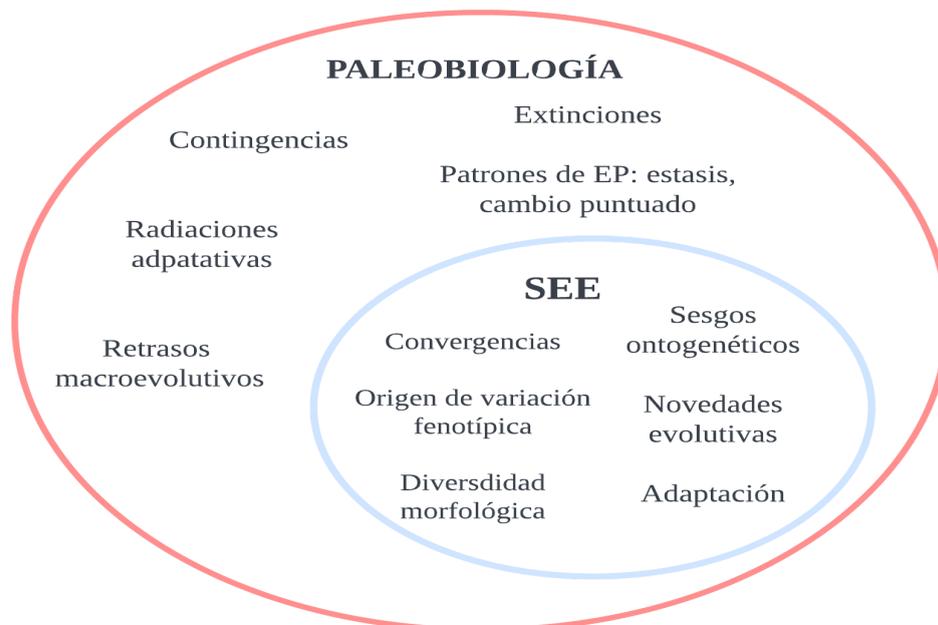
Ya en este texto incluso define a la macroevolución como el despliegue de los clados a través del morfoespacio. Jablonski incluye las siguientes dinámicas de los clados: sesgos de especiación, sesgos de extinción y sesgos direccionados (Jablonski, 2020). También en este texto en contraste con los textos “Enfoques a la macroevolución”, Jablonski hace mención de la SEE argumentando que: “La síntesis extendida ha omitido las dinámicas de clados y sus procesos multinivel” (Jablonski, 2020, p.112).

En los textos teóricos de Jablonski sobre la macroevolución, hay un evidente énfasis en la visión jerárquica que quiere aplicar al estudio de la evolución. Una Teoría Jerárquica muy apegada a las propuestas de Eldredge que se expusieron en la sección III.1 de esta tesis.

### **Conexiones conceptuales entre paleobiología y la SEE**

Se pueden encontrar conexiones conceptuales entre la paleobiología y la SEE en los *explananda* y *explanantia* macroevolutivo que comparten.

*Explananda* de la Paleobiología y la SEE:



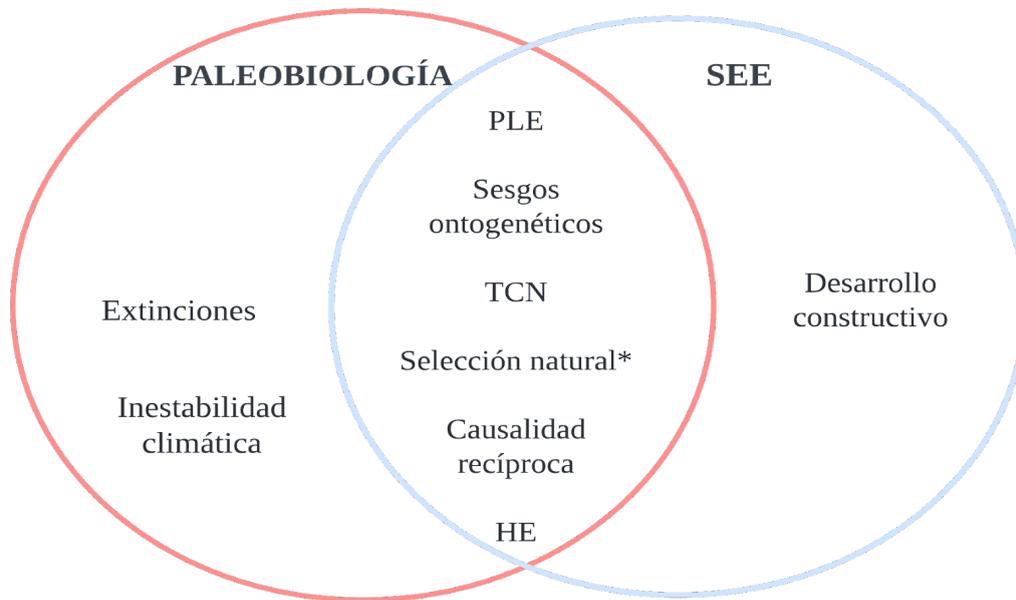
**Figura 2:** Representación gráfica en forma de diagrama de Venn de los fenómenos evolutivos que buscan explicar la paleobiología y la SEE.

Como se muestra en la Figura 2 son amplios los fenómenos evolutivos que la paleobiología busca explicar (*explananda*) y son patrones que se encuentran en el registro fósil. En la elipse azul se muestran los *explananda* macroevolutivos que la SEE y la paleobiología comparten. Sin embargo, hay una diferencia importante entre la paleobiología y la SEE: cómo estudian sus *explananda*. La SEE estudia organismos existentes, mientras que la paleobiología se centra en el registro fósil. Así mismo, es importante mencionar que, de acuerdo con Fábregas-Tejeda & Vergara-Silva (2018), “[...] la actual estructura de la SEE (Laland et al., 2015) carece de una teoría explícita de la macroevolución” (p.132).

Hay que mencionar que la especiación es un proceso y patrón esencial para la paleobiología y no es abordada por los proponentes de la SEE. Lo mismo ocurre con las extinciones, para la paleobiología no sólo son importantes para explicar patrones evolutivos como la diversificación u origen de taxa nuevos (*explanans*), también lo son como procesos que deben ser explicados (*explanandum*) (ver Figura 3). Las extinciones no son consideradas por los proponentes de la SEE en su marco conceptual o en las investigaciones empíricas derivadas de éste.

Por lo que se refiere a los recursos para explicar la evolución, es decir, los *explanantia* comunes entre la paleobiología y la SEE, en la Figura 3 se puede observar que la paleobiología y la SEE comparten muchos conceptos y procesos para explicar la evolución. Sobre la selección natural como recurso para explicar fenómenos evolutivos (i.e. *explanans*) también hay apuntes importantes. La selección multinivel es esencial para la paleobiología, mientras que la SEE se centra más en una selección natural que actúa en el fenotipo de organismos individuales, sobre todo con la hipótesis de la PLE (revisar sección v.3 de esta tesis). Dicho esto, es importante mencionar que, de acuerdo con Fábregas-Tejeda y Vergara-Silva (2018a), algunos proponentes de la SEE mencionan en publicaciones individuales la importancia de la selección natural multinivel (e.g. Müller, 2017).

*Explanantia* de la paleobiología y la SEE:



**Figura 3:** Representación gráfica en forma de diagrama de Venn del uso común de conceptos de la paleobiología y la SEE para explicar los fenómenos presentados en la Figura 2. \*Selección natural: en la paleobiología es esencial la selección natural multinivel, mientras que para la SEE no parece ser esencial pensar en la selección actuando a diversos niveles.

Por lo que se refiere a los casos de estudio de esta tesis, los tres paleobiólogos tienen en sus investigaciones procesos y teorías provenientes de tres de las cuatro áreas de la neontología de las que parte la SEE: la biología evolutiva del desarrollo, la ecología evolutiva y la TCN. La paleobiología, desde su inicio, como lo detalla Sepkoski (2012), ha importado enfoques y se ha inspirado en las metodologías de las disciplinas de la neontología que se han logrado adaptar a las particularidades de su campo, es decir: a la naturaleza del registro fósil y al estudio del pasado profundo.

Esto también se puede notar en las investigaciones de Illiam Jackson, David Jablonski y Douglas Erwin. Jackson parte del proceso de PLE como mecanismo que puede explicar la estasis y el cambio puntuado observado en el registro fósil. Él, en particular, teoriza a partir de lo provisto por la SEE los cambios de EP usando métodos morfométricos en ensamblajes fósiles. Lo anterior se expuso en el capítulo V de esta tesis.

Además, las predicciones que hace en su tesis doctoral coinciden con las predicciones de la SEE *sensu* Müller (2017, p.8). Estas predicciones se muestran en la siguiente tabla:

<b>Predicciones de la SEE</b>	<b>Trabajo de Jackson (2017)</b>
1. La variación será sesgada y facilitada sistemáticamente por las características generativas del desarrollo.	Jackson reconoce el enfoque del desarrollo como constructivo para tener una comprensión “holística” de la evolución. Los sesgos ontogenéticos son centrales en sus investigaciones.
2. Origen de novedad fenotípica por las propiedades emergentes y auto-organizadas de los sistemas ontogenéticos.	Para Jackson es fundamental el enfoque de desarrollo constructivo, la plasticidad <i>sensu</i> West-Eberhard y la canalización <i>sensu</i> Waddington.
3. La secuencia del cambio fenotípico y genético: las estructuras fenotípicas emergentes pueden ser capturadas y estabilizadas por los circuitos genéticos regulatorios para asumir la adecuación subsecuentemente.	El proceso de PLE es usado por Jackson y es acorde con esta predicción. Este proceso de PLE implica asimilación genética.
4. “ <i>Tempo</i> de la evolución (períodos de evolución fenotípica rápida pueden alternarse con cambio lento y continuo” (Müller, 2017, p.8).	Admite un <i>tempo</i> evolutivo variable que se ajusta a los patrones de EP.
5. Inducción ambiental: la variación fenotípica puede ser inducida por el ambiente simultáneamente en múltiples individuos.	Para la liberación de VGC, se parte de una inducción ambiental (véase Pfennig, 2016; Jackson, 2017).

**Tabla 1:** Tabla de las predicciones de la SEE *sensu* Müller (2017) compartidas con el trabajo de Iliam Jackson (2017).

Otras predicciones que menciona Müller son: la herencia inclusiva *sensu* Jablonka y Lamb (2014) y la actividad del organismo con la construcción de nicho afectando la adecuación de los constructores y sus descendientes, además de la selección natural como realizadora del potencial generativo (Müller, 2017, p.8).

Sobre estas predicciones, la aceptación de tasas variables de cambio fenotípico de la SEE (véase Laland et al., 2015, p. 2), en contraste con el gradualismo estricto, es un punto muy importante que comparte con la paleobiología.

Siguiendo con las similitudes encontradas entre la paleobiología y la SEE, en el Capítulo V se expusieron los trabajos de Jablonski, Erwin y Jackson. En la Tabla 2 se resumen los procesos, enfoques y conceptos que sus trabajos comparten con el marco de la SEE:

	<b>Conceptos centrales de la SEE</b>	<b>Procesos</b>	<b>Enfoques</b>
William Jackson	Desarrollo constructivo, causalidad recíproca.	PLE, reacomodación de GNRs, canalización ontogenética, selección natural actuando en el fenotipo, acomodación fenotípica, sesgos ontogenéticos.	Sesgos ontogenéticos no solo como constreñimientos en la variación, sino también como facilitadores de la evolución, la variación genética como no azarosa.
Douglas Erwin	No hace mención en sus trabajos a las nociones de desarrollo constructivo y causalidad recíproca de la SEE.	Reacomodación de GNRs, TCN, IE, HE.	Variación genética no azarosa.
David Jablonski	No hace mención en sus trabajos a las nociones de desarrollo constructivo y causalidad recíproca de la SEE.	Plasticidad fenotípica, GNRs, sesgos ontogenéticos.	Sesgos ontogenéticos no solo como constreñimientos en la variación, sino también como facilitadores de la evolución, variación genética no azarosa.

**Tabla 2:** Tabla de los conceptos, procesos y enfoques de la SEE encontrados en los trabajos de Jackson, Jablonski y Erwin.

Tanto la SEE como la paleobiología tienen interés por las perspectivas, teorías y disciplinas eclipsadas durante el establecimiento de la SM, sobre todo de la biología evolutiva del desarrollo. Aunque Erwin y Jablonski no mencionan explícitamente el marco conceptual de la SEE, se puede notar que la plasticidad fenotípica y los sesgos ontogenéticos comenzaron a tener mayor importancia para la paleobiología después de la propuesta de la SEE.

Además del desarrollo constructivo que solo es compartido por Jackson, es importante como conexión conceptual la causalidad recíproca. Ya Fábregas-Tejeda y Vergara-Silva (2018a) han analizado los “puentes epistémicos” y “brechas conceptuales” entre la SEE y la TJE. En su artículo “Teoría Jerárquica de la Evolución y la Síntesis Evolutiva Extendida: algunos puentes epistémicos, algunas brechas conceptuales” mencionan que un puente epistémico entre ambas es la causalidad recíproca: “Este es el primer puente epistémico que hemos detectado entre ambos campos conceptuales: concepciones compatibles de causalidad. Ambos campos comparten el reconocimiento de un flujo recíproco de causalidad (hacia arriba y hacia abajo)” (Fábregas-Tejeda & Vergara-Silva, 2018a, p.130). Otro puente epistémico se encuentra en el potencial marco jerárquico de la construcción de nicho (véase Fábregas-Tejeda & Vergara-Silva, 2018a, pp. 131-132). No olvidemos que para la paleobiología la TJE es esencial para entender y estudiar la evolución y la historia de la vida.

La causalidad en el pensamiento jerárquico de la paleobiología como la propone Eldredge, es una causalidad ascendente y descendente entre los niveles de las jerarquías biológicas, es decir, una causalidad recíproca (véase Laland et al., 2015; Eldredge & Tëmkin, 2016).

Estas similitudes en la visión de causalidad entre la paleobiología y la SEE se ejemplifica con la siguiente cita de Laland et al. (2015): “Más bien, la causalidad también fluye desde los niveles ‘mayores’ de la organización orgánica (i.e. más complejos) a los genes (e.g. regulación específica de tejido de la expresión génica) (p.6).

Sobre el “potencial marco jerárquico de la construcción de nicho” de la SEE que apuntan Fábregas-Tejeda y Vergara-Silva, Gontier (2015) menciona que los estudiosos de la macroevolución desde la paleobiología y la ecología evolutiva han incorporado el estudio de lo no vivo para explicar la evolución. Sobre todo Eldredge, de acuerdo con Gontier, se ha centrado a lo largo de su carrera en “biologizar” y “evolucionar” al ambiente abiótico: “El ambiente abiótico es relevante para entender la evolución biológica, no como un nivel donde la selección genética ocurre, sino como un factor *causal* y *evolutivo* que impacta la evolución de la vida” (Gontier, 2015, p. 245, énfasis añadido). Esta forma de ver al ambiente de Eldredge es compatible con la

importancia evolutiva del ambiente en la TCN de la SEE y con la inducción ambiental desde la plasticidad.

### **V.6 Tensiones entre paleobiología y SEE**

Las tensiones en las explicaciones a la macroevolución entre la SEE y la paleobiología que se encontraron en esta investigación versan sobre el pensamiento jerárquico. Tanto la especiación como la selección multinivel representan el pensamiento jerárquico característico de la paleobiología: considerar a los taxa superiores como entidades reales (con origen, historia y muerte). Y, como se mostró en la sección anterior, no son centrales ni considerados por la estructura de la SEE.

Esto mismo también está reflejado en la causalidad de la SEE, aunque es una causalidad recíproca como la propuesta por Eldredge, la SEE considera sobre todo los niveles que van de los genes a los ambientes interactuando con los organismos, sin considerar las dinámicas de clados y de la influencia en la evolución de los cambios ecológicos a una escala temporal y espacial geológica.

Sobre esta causalidad de la SEE, Fábregas-Tejeda (2019) menciona: “El sentido de la causalidad recíproca en la SEE no sólo debe pensarse en términos de la codeterminación causal en el *binomio ‘organismo en desarrollo-ambiente’*, también se admite la reciprocidad entre mecanismos de causalidad ascendente y descendente” (p.224, énfasis añadido).

La SEE no tiene dicha su postura sobre las especies como entidades reales, tampoco sobre las dinámicas de clados y su importancia en el estudio de la evolución. Jablonski declara:

Una seria falta de muchos de los recientes tratamientos de la ‘síntesis extendida’ ha sido el abandono u omisión de las dinámicas de los clados, esto es el *sorting* de la variación en procesos multinivel en, por encima, y por debajo del nivel de especie y sus efectos en diferentes escalas temporales y espaciales (Jablonski, 2020, p. 10).

Esta carencia de la SEE se debe, como se ha mencionado en párrafos anteriores, a que es un campo conceptual que se enfoca en el “binomio organismo en desarrollo-ambiente”. Pievani menciona: “Por razones de enfoque, la síntesis extendida no es aún una explicación multinivel del

fenómeno evolutivo porque carece de un campo teórico para las interconexiones entre los diferentes niveles de cambio (el ecológico y genealógico)” (Pievani, 2016, p.358).

Las discusiones sobre las vistas compatibles de causalidad de la SEE y la paleobiología, así como las limitaciones de la primera enfocada en el binomio organismo-ambiente, dejan en el evolucionismo contemporáneo preguntas sin resolver. Por ejemplo, ¿debería la SEE adoptar el campo teórico de la causalidad *sensu* la TJE? o ¿las causalidades de ambos campos deberían seguir sus planteamientos teóricos por separado? ¿el enfoque en el binomio-organismo ambiente imposibilita la adopción de una visión de causalidad *sensu* TJE?

Sobre las “interconexiones entre los diferentes niveles de cambio” que menciona Pievani, la TJE podría aportar más a la SEE porque como Finkelman (2019) analiza, la información de las ciencias biológicas (que incluye a la neontología y a la paleobiología) es jerárquica: la información de un nivel particular implica cierto grado de información sobre otras jerarquías. “Estas inferencias de una jerarquía a otra muestran por qué los paleontólogos son ‘omnívoros metodológicos’, como Currie (2018, 157-161) sugiere: ellos a menudo toman prestado las herramientas para estudiar una jerarquía, para estudiar otra” (Finkelman, 2019, p.3).

Lo anterior lo han hecho desde el desarrollo de la paleontología moderna como lo detalla Sepkoski: importar metodologías de la neontología a la paleontología.

## Capítulo VI:

### Conclusiones

En esta tesis se investigaron las relaciones epistémicas entre las explicaciones de la macroevolución desde la paleobiología con aquellas que provienen del marco conceptual de la emergente SEE. Tanto la paleobiología como la SEE buscan dar cuenta de algunos *explananda* macroevolutivos compartidos, como el origen de las novedades evolutivas, pero el solapamiento entre estos es parcial: los proponentes de la SEE no se han enfocado hasta el momento en todos los *explananda* de la paleobiología (véase Figura 2). Asimismo, los recursos explicativos que los paleobiólogos y los neontólogos afines al pensamiento de SEE movilizan en sus explicaciones no son los mismos (véase Figura 3), aunque comparten algunas predicciones generales sobre el origen de la variación fenotípica y el *tempo* variable de la evolución (véase Tabla 1) y apelan en común a elementos como los sesgos ontogenéticos, la plasticidad fenotípica y la reconfiguración de redes genéticas regulatorias como la posible base causal de procesos y patrones macroevolutivos (Tabla 2). Considerando trabajos recientes de filosofía de la macroevolución y paleobiología, la literatura filosófico-conceptual sobre la SEE y poniendo énfasis en los trabajos de los paleobiólogos Iliam Jackson, David Jablonski, Douglas Erwin como casos de estudio, en este trabajo fue posible detectar las conexiones conceptuales entre ambos dominios y comenzar a bosquejar las tensiones epistémicas que existen entre sus enfoques explicativos.

Las afinidades encontradas entre la SEE y la paleobiología se deben en parte a que la SEE, a diferencia de la TEE, es un campo conceptual que intenta explicar la macroevolución al buscar explicaciones de origen de la adaptación fenotípica. Recordemos que una de las definiciones de la macroevolución, de acuerdo con Hautmann (2020), es: la evolución de taxa de rangos supraespecíficos, asociada con explicaciones de origen. La SEE estudia la macroevolución al plantearse el problema del origen de la variación fenotípica, pero lo hace desde el organismo y el binomio organismo-ambiente mencionado anteriormente.

La SEE es un marco conceptual para explicar la macroevolución desde la neontología: los defensores de la SEE son neontólogos macroevolucionistas cuando se interesan por los

*explananda* de la Figura 2. Por ejemplo, Gontier distingue entre estudiosos de la macroevolución y de la microevolución, considerando a ecólogos, sistematas como estudiosos de la macroevolución, aún cuando son áreas de la neontología (Gontier, 2015). Esto porque los procesos y patrones macroevolutivos son fenómenos naturales *per se*. Sin embargo, esto no quiere decir que por ello los proponentes de la SEE conciban la macroevolución como los paleobiólogos lo hacen debido a algunas distinciones entre ambas ciencias que se esbozaron en esta tesis y que se mencionan a continuación.

Las aportaciones de la filosofía e historia de la paleobiología nos dan un contexto sobre las diferencias históricas, epistemológicas y metodológicas entre ambas ciencias. Es importante destacar que dichos aportes que se exponen a continuación, son discusiones y análisis recientes que se continúan estructurando y repensando dentro de la filosofía de la paleobiología y del evolucionismo contemporáneo. Por ejemplo, Currie (2019) menciona que la paleobiología es propiamente una ciencia histórica y la neontología utiliza herramientas experimentales en organismos existentes, en los llamados organismos modelo; esta distinción “experimental-histórica” lleva consigo situaciones epistémicas distintas para los neontólogos y para los paleobiólogos (p.2).

De igual forma, Currie (2019) menciona otras diferencias entre ambas ciencias: la paleontología es una ciencia “llevada por los fenómenos” (*phenomena-led*), mientras que la neontología está “llevada por la teoría” (*theory-led*) (Currie, 2019, p.10). Es por eso que los patrones en el registro fósil representan fenómenos que demandan explicaciones: especiación, extinción y origen de novedades evolutivas, entre otros. También menciona otra diferencia de explicaciones entre la paleobiología y la neontología: las primeras suelen ser históricas y las segundas mecanísticas. Los trabajos de Jackson y Erwin hacen uso de ambas explicaciones: mecanísticas e históricas.

Otra distinción entre ambas es sobre la naturaleza de sus datos Kemp (1989) menciona que los patrones en el registro fósil representan “los productos de la evolución”, así como un tipo

de evidencia de “baja resolución”. Mientras que la evidencia del estudio en organismos vivos representa un tipo de evidencia “mecánica y de procesos” (Kemp, 1989, p. 82).

Suzuki (2021), por otra parte, ha expuesto la dicotomía entre el pensamiento tipológico y el pensamiento poblacional. El primero está asociado con el estudio de la morfología y con disciplinas como la biología evolutiva del desarrollo y también la paleobiología, puesto que estudia formas orgánicas (*i.e.* fósiles). El pensamiento tipológico no estuvo durante mucho tiempo relacionado con explicaciones evolucionistas, sobre todo tras el establecimiento de la SM y su pensamiento poblacional (véase Suzuki, 2021). Ahora, con el arribo de la SEE, esas dicotomías parecen ser diluidas principalmente con la idea de causalidad recíproca en la evolución.

La misma dicotomía micro-macroevolución ha sido otra distinción entre ambas ciencias que igualmente con el campo conceptual de la SEE y los mecanismos evolutivos que este incorpora ha comenzado a desdibujarse. Así como lo hizo Jackson explica el proceso como un continuo.

Adicionalmente, Sepkoski (2012) menciona que durante la Revolución Paleobiológica los paleontólogos cruzaron límites disciplinarios al llevar nuevas metodologías a la paleontología. En fechas recientes como hemos visto, se han cruzado límites disciplinarios para traer nuevos conceptos y procesos para explicar la macroevolución.

La apertura de la SEE y la paleobiología por agregar nuevos *explananda* y *explanantia* puede representar un acercamiento novedoso entre la neontología y la paleobiología. Lo anterior sin que necesariamente una tenga que acoplarse a la otra. Finalmente, el estudio del pasado profundo concierne a la paleobiología, mientras que el estudio de lo vivo a la neontología y ambas configuran el entendimiento de la vida orgánica y de su historia evolutiva. Tanto el enfoque neontológico y el marco conceptual de la SEE como las teorías, los métodos y los modelos de la paleobiología son necesarios para explicar de forma más robusta la macroevolución.

## Referencias

- Baedke, J., Fábregas-Tejeda, A. & Prieto, G.I. (2021). Unknotting reciprocal causation between organism and environment. *Biol Philos* 36, 48. <https://doi.org/10.1007/s10539-021-09815-0>
- Baedke, J., Fábregas-Tejeda, A. & Vergara-Silva, F. (2020). Does the extended evolutionary synthesis entail explanatory power?. *Biol Philos* 35, 48. <https://doi.org/10.1007/s10539-020-9736-5>
- Braillard, P.A. & Malaterre, C. (2015). *Explanation in Biology: An Enquiry into the Diversity of Explanatory Patterns in the Life Sciences*. Springer.
- Casanueva-López, M., & Vergara-Silva, F. (2018). Teoría de construcción de nicho, “Síntesis Evolutiva Extendida” y filosofía de la ciencia: discusiones pendientes. En J. Muñoz-Rubio (Coord.), *La biología evolutiva contemporánea: ¿una revolución más en la ciencia?* (pp.299-355). Ciudad de México: Centro de Investigaciones Interdisciplinarias en Ciencias y Humanidades, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Currie, A. (2019). Paleobiology and philosophy. *Biol Philos* 34, 31, <https://doi.org/10.1007/s10539-019-9682-2>.
- Currie, A., & Turner, D. (2016). Introduction: Scientific knowledge of the deep past. *Studies in History and Philosophy of Science*, 55, 43-46.
- Dietrich, M. (2010). Microevolution and Macroevolution Are Governed by the Same Processes. En: F. Ayala and R. Arp. (eds.), *Contemporary Debates in Philosophy of Biology*, 1st ed. Francisco Ayala, (pp.169-179).
- Dobzhansky, T., & Pavlovsky, O. (1953). Indeterminate outcome of certain experiments on *Drosophila* populations. *Evolution*, 198-210.
- Dobzhansky, T. (1958). Evolution at Work: The pressing problems today center on the mechanisms of evolution and the biological uniqueness of man. *Science*, 127(3306), 1091-1098.
- Eberhard, M.J. (2003). *Developmental Plasticity and Evolution*. Oxford: Oxford University Press.
- Eldredge, N., & Gould, S.J. (1972). Punctuated Equilibria: An Alternative to Phyletic Gradualism. En T.J.M. Schopf (Ed.), *Models in Paleobiology* (pp. 85–115).
- Eldredge, N. (1985). *Unfinished Synthesis: Biological Hierarchies and Modern Evolutionary Thought*. Oxford: Oxford University Press.
- Eldredge, N. (2016). The Checkered Career of Hierarchical Thinking in Evolutionary Biology. En: Eldredge, N., Pievani, T., Serrelli, E., Tëmking I. (eds.), *Evolutionary Theory: a hierarchical perspective* (pp. 1-19). The University of Chicago Press.
- Eldredge, N. & Tëmkin, I. (2016). General Principles of Biological Hierarchical Systems. En: Eldredge, N., Pievani, T., Serrelli, E., Tëmking I. (eds.), *Evolutionary Theory: a hierarchical perspective* (pp. 19-29). The University of Chicago Press.
- Erwin, D. H. (2008). Macroevolution of ecosystem engineering, niche construction and diversity. *Trend in Ecology & Evolution*, 23 (6), 289-346.
- Erwin, D. H. (2010). Microevolution and macroevolution are not governed by the same processes. En: F. Ayala and R. Arp. (eds.), *Contemporary Debates in Philosophy of Biology* (pp. 180-193).
- Erwin, D. H. (2017). Developmental push or environmental pull? The causes of macroevolutionary dynamics. *History and Philosophy of the Life Sciences* 39 (4), 1-17.
- Erwin, D. H., & Davidson, E. H. (2009). The evolution of hierarchical gene regulatory networks. *Nature Reviews Genetics*, 10, 141–148.
- Fábregas-Tejeda, A., Vergara-Silva, F. (2018a). The emerging structure of the Extended Evolutionary Synthesis: where does Evo-Devo fit in?. *Theory Biosci.* 137, 169–184. <https://doi.org/10.1007/s12064-018-0269-2>
- Fábregas-Tejeda, A & Vergara-Silva, F. (2018b). Hierarchy Theory of Evolution and the Extended Evolutionary Synthesis: Some Epistemic Bridges, Some Conceptual Rifts. *Evol Biol*, 45, 127-139.
- Fábregas-Tejeda, A. (2019). El debate en torno a la Síntesis Evolutiva Extendida: dimensiones históricas, filosóficas y sociológicas [tesis de maestría inédita]. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Finkelman, L. (2019). Betting & Hierarchy in Paleontology. *Philos Theor Pract Biol*, 11, 9. doi:10.3998/ptpbio.16039257.0011.009.
- Fuentes, A. (2016). The Extended Evolutionary Synthesis, Ethnography, and the Human Niche: Toward an Integrated Anthropology. *Curr Anthropol*, 57, S13–S26.
- Futuyma D. J. (2015). Can Modern Evolutionary Theory Explain Macroevolution? En: Serrelli E., Gontier N. (Eds.), *Macroevolution. Interdisciplinary Evolution Research*, 2 Springer, Cham. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-15045-1\\_2](https://doi.org/10.1007/978-3-319-15045-1_2).
- Godfrey-Smith, P. (2014). *Philosophy of biology*. Princeton, NJ: Princeton University Press.

- Gontier, N. (2015). Uniting Micro-with Macroevolution into an Extended Synthesis: Reintegrating Life's Natural History into Evolution Studies. En : Serrelli E., Gontier N. (eds.), *Macroevolution. Interdisciplinary Evolution Research* (pp. 227-279).
- Gould, S.J., & Eldredge, N. (1977). Punctuated equilibria: The tempo and mode of evolution reconsidered. *Paleobiology*, 3, 115-51.
- Gould, S. J. (1980). Is a New and General Theory of Evolution Emerging? En: Yates F.E., Garfinkel A., Walter D.O., Yates G.B. (eds.), *Self-Organizing Systems. Life Science Monographs*. Springer, Boston, MA. [https://doi.org/10.1007/978-1-4613-0883-6\\_7](https://doi.org/10.1007/978-1-4613-0883-6_7).
- Gould, S. J. (1983). Mitos y realidad de las hienas. En *Dientes de gallina y dedos de caballo. Reflexiones sobre historia natural*. (pp. 159-170).
- Hautmann, M. (2020). What is macroevolution? *Paleontology*, 63, 1-11. <https://doi.org/10.1111/pala.12465>
- Hembry, D.H., & Weber, M.G. (2020). Ecological Interactions and Macroevolution: A New Field with Olds Roots. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 51, 215-243. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-011720-121505>
- Jablonka, E., & Lamb, M.J. (2014). *Evolution in Four Dimensions. Genetic, Epigenetic, Behavioral, and Symbolic Variation in the History of Life (Revised Edition)*. Cambridge, EUA: The MIT Press
- Jablonski, D. (2017a). Approaches to Macroevolution: 1. General Concepts and Origin of Variation. *Evol Biol* 44 (4), 427-450.
- Jablonski, D. (2017b). Approaches to Macroevolution: 2. Sorting of Variation, Some Overarching Issues, and General Conclusions. *Evol Biol* 44 (4), 451-475.
- Jackson, I. (2019). Developmental bias in the fossil record. *Evolution & Development*, 22, 1-15, <https://doi.org/10.1111/ede.12312>.
- Jackson, I. (2017). Morphometric analysis of Cambrian fossils and its evolutionary significance [tesis de maestría inédita]. Uppsala Universitet.
- Kemp, T.S (1989). The Problem of the Palaeontological Evidence. En: Keynes, M. & Harrison, G.A. (eds.), *Evolutionary Studies A centenary celebration of the life of Julian Huxley* (pp. 80-95). The Macmillan Press LTD.
- Laland, K. N., & Sterelny, K. (2006). Perspective: Seven reasons (not) to neglect niche construction. *Evolution*, 60 (9), pp. 1751-1762.
- Laland, K. N., Uller, T., Feldman, W. M., Sterelny, K., Müller, B. G., Moczek, A., Jablonka, E., & Odling-Smee, J. (2015). The extended evolutionary synthesis: its structure, assumptions and predictions. *Proc R Soc Lond B Biol Sci*, 282, <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1019>.
- Levis, N.A., & Pfennig, D.W. (2021). Innovation and Diversification Via Plasticity-Led Evolution. En: Pfennig, D. (ed.), *Phenotypic Plasticity & Evolution* (pp. 211-233). CRC Press.
- Martínez, M. (2013). Causalidad y la Síntesis extendida: nuevos marcos conceptuales para la biología del siglo XXI. *Rev. Filos.* 25 (36), pp-129-154.
- Merlin, F. (2015). Developmental Noise: Explaining the Specific Heterogeneity of Individual Organisms. En: P.A. Braillard y C. Malaterre. (Comps.), *Explanation in Biology. An Enquiry into the Diversity of Explanatory Patterns in the Life Sciences* (pp. 91-110). Springer.
- Moczek, A. P. (2012). The nature of nurture and the future of evodevo: toward a theory of developmental evolution. *Integr Comp Biol.* 52(1), 108-119.
- Müller, G. B. (2007). Evo-devo: extending the evolutionary synthesis. *Nat Rev Genet*, 8, 943-949.
- Müller, G. B. (2017). Why an extended evolutionary synthesis is necessary. *Interface focus*, 7(5), 1-11.
- NAS Colloquia. (2016, abril). Douglas Erwin [video]. YouTube. <https://www.youtube.com/watch?v=WvKi5ew821U&t=6s>
- Newman, S. A., & Müller, G.B. (2010). Morphological Evolution: Epigenetic Mechanisms. En: Encyclopedia of Life Sciences (ELS). John Wiley & Sons, Ltd: Chichester.
- Okasha, S. (2002). *Philosophy of Science: A Very Short Introduction*. Oxford University Press.
- Pievani, T. (2016). Hierarchy Theory and the Extended Synthesis Debate. En: Eldredge, N., Pievani, T., Serrelli, E., Tëmking I. (eds.), *Evolutionary Theory: a hierarchical perspective* (pp. 365-377). The University of Chicago Press.
- Pfennig, D. W. (2021). Key Questions about Phenotypic Plasticity. En: Pfennig, D. (ed.), *Phenotypic Plasticity & Evolution* pp. 55-80). CRC Press.
- Plasticité Phénotypique. (2021, 1 de mayo). PlasPhen Webinar 3 - Sonia Sultan [video]. YouTube. <https://www.youtube.com/watch?v=yyvzggCE9dM&t=311s>.
- Rotman Institute of Philosophy. (2021, 23 de Abril). Eva Jablonka: Inheritance Systems and the Extended Evolutionary Synthesis [video]. YouTube. <https://youtu.be/7egenDMARgY>
- Sepkoski, D. (2012). Rereading the fossil record: The growth of paleobiology as an evolutionary discipline. Chicago, IL: University of Chicago Press.

- Sepkoski, D., & Ruse, M. (2009). Introduction. Paleontology at the High Table. En: Sepkoski, D., & Ruse, M. (Eds.), *The Paleobiological Revolution. Essays on the growth of modern paleontology* (pp. 1-10). The University of Chicago Press.
- Serrelli, E., & Gontier, N. (2015). Macroevolutionary Issues and Approaches in Evolutionary Biology. En: Serrelli E., Gontier N. (eds.), *Macroevolution. Interdisciplinary Evolution Research* (pp. 1-29).
- Simpson, G.G. (1944). *Tempo and Mode in Evolution*. New York: Columbia University Press.
- Simpson, G.G., & Roe, A. (1939). *Quantitative Zoology; Numerical Concepts and Methods in the Study of Recent and Fossil Animals*. New York and London: McGraw-Hill.
- Sultan, S. (2021). Phenotypic Plasticity as an Intrinsic Property of Organisms. En: Pfennig, D. (ed.), *Phenotypic Plasticity & Evolution* pp. 3-25). CRC Press.
- Suzuki, D.G. (2021). Homology thinking reconciles the conceptual conflict between typological and population thinking. *Biol Philos* 36, 23. <https://doi.org/10.1007/s10539-021-09800-7>
- Tëmkin I., & Eldredge N. (2015). Networks and Hierarchies: Approaching Complexity in Evolutionary Theory. En: Serrelli E., Gontier N. (eds.), *Macroevolution. Interdisciplinary Evolution Research* (pp. 183-227).
- Turner, D. (2011). *Paleontology A Philosophical Introduction*. Cambridge University Press.
- Turner, D., & Havstad, Joyce, C. (2019). Philosophy of Macroevolution. *The Stanford Encyclopedia of Philosophy*: <https://plato.stanford.edu/entries/macroevolution/>.
- Valentine, J.W. (2004). *On the origin of phyla*. Chicago: University of Chicago Press.
- Woodward, J. & Lauren, R. (2021). Scientific Explanation. *The Stanford Encyclopedia of Philosophy*: <https://plato.stanford.edu/cgi-bin/encyclopedia/archinfo.cgi?entry=scientific-explanation>.