

SIMBIOSIS Y EVOLUCIÓN: UN ANÁLISIS DE LAS IMPLICACIONES EVOLUTIVAS DE LA SIMBIOSIS EN LA OBRA DE LYNN MARGULIS^{1, 2}

SYMBIOSIS AND EVOLUTION: AN ANALYSIS OF THE EVOLUTIONARY IMPLICATIONS OF SYMBIOSIS IN THE WORK OF LYNN MARGULIS

Nicolás José Lavagnino³, Alicia Massarini⁴ & Guillermo Folguera^{5, 6}

RESUMEN

La noción de simbiogénesis propuesta por Lynn Margulis se refiere al establecimiento de simbiosis persistentes que dan origen a nuevas entidades biológicas. La propuesta de la relevancia evolutiva de la simbiogénesis se ha enmarcado en una discusión más general acerca de la necesidad de revisar y extender la Teoría Sintética de la Evolución. En este contexto, varios autores han presentado a la simbiogénesis como un mecanismo relevante en la evolución. Sin embargo, el estatus epistemológico de la simbiogénesis es aún terreno de debates. Así, la pregunta central del presente trabajo es si la simbiogénesis es exclusivamente un mecanismo generador de novedades evolutivas o también constituye un mecanismo del cambio evolutivo y, en caso de que esto último se responda afirmativamente, indagar en qué ámbito evolutivo estaría operando este mecanismo. Nuestra hipótesis principal es que la simbiogénesis presenta la potencialidad de cumplir un doble rol de mecanismo originador de novedades evolutivas y mecanismo evolutivo, aunque este doble papel se expresaría con diferentes niveles de claridad en los ámbitos microevolutivos y macroevolutivos. Así, el análisis de la simbiogénesis como mecanismo aparece como una vía fértil para ampliar y profundizar el análisis epistemológico al seno de la filosofía de la biología evolutiva.

Palabras clave: Mecanismos Biológicos, Microevolución, Macroevolución, Simbiogénesis.

ABSTRACT

The notion of symbiogenesis proposed by Lynn Margulis refers to the establishment of persistent symbiosis that originates new biological entities. The proposal of an evolutionary relevance of symbiogenesis has been framed in a more general discussion about the need to revise and extend the Synthetic Theory of Evolution. In this context, several authors have presented symbiogenesis as an important mechanism in evolution.

1 Recibido: 26 de septiembre de 2014. Aceptado: 24 de noviembre de 2014.

2 Este artículo se debe citar como: Lavagnino, Nicolas; Massarini, Alicia & Folguera, Guillermo. "Simbiosis y evolución: un análisis de las implicaciones evolutivas de la simbiosis en la obra de Lynn Margulis". *Rev. Colomb. Filos. Cienc.* 14.29 (2014): 161-181.

3 Grupo de Filosofía de la Biología, FFyL – FCEN, Universidad de Buenos Aires - CONICET, Argentina. Correo: nlavagnino@ege.fcen.uba.ar.

4 Laboratorio de Evolución, FCEN, Universidad de Buenos Aires - IEGEBA (CONICET-UBA), Argentina.

5 Laboratorio de Evolución, FCEN, Universidad de Buenos Aires - IEGEBA (CONICET-UBA), Argentina.

6 Buenos Aires, Argentina.

However, the epistemological status of symbiogenesis is still a subject of debate. Thus, the central question of this paper is whether symbiogenesis is only a mechanism to generate evolutionary novelty or is also a mechanism of evolutionary change, and, if the latter is answered affirmatively, which evolutionary level would be the one where this mechanism operates. Our main hypothesis is that symbiogenesis has the potential to play a dual role of mechanism that originates evolutionary novelties and evolutionary mechanism, although this dual role would be expressed with different levels of clarity in microevolution and macroevolution. Then, the analysis of symbiogenesis as a mechanism appears as a fertile path for broadening and deepening epistemological analysis within philosophy of evolutionary biology.

Key words: Biological mechanisms, microevolution, macroevolution, symbiogenesis.

1. INTRODUCCIÓN: LYNN MARGULIS, SIMBIOGÉNESIS, Y LA EXTENSIÓN DE LA TEORÍA SINTÉTICA DE LA EVOLUCIÓN

La teoría sintética de la evolución (TSE) comenzó a desarrollarse y consolidarse desde la década de 1930 a partir de “una síntesis del pensamiento de tres de las más importantes disciplinas biológicas: genética, sistemática y paleontología” (Mayr 1993 31). Más allá de esta síntesis entre grandes áreas del conocimiento, en términos conceptuales y teóricos diversos autores han enfatizado el lugar central que ocuparon algunas de las teorías que Charles Darwin y la genética mendeliana en la TSE (ver por ejemplo, Lewontin *et al.* 1981; Templeton 2006; Lynch 2007). En este sentido, la aplicación de la genética mendeliana a la modelización de la estructura y el cambio genético en el nivel poblacional resultó en el desarrollo de las bases de la genética de poblaciones a partir de los trabajos de Ronald Fisher, J. B. S. Haldane y Sewall Wright; y convirtió a esta área del conocimiento en el eje central de la TSE (Pigliucci 2007 2744). A estos se sumaron, quizás con menor incidencia, aportes de bases teóricas y fenómenos de las otras áreas del conocimiento que conformaron la síntesis. Por ejemplo, los trabajos de Theodosius Dobzhansky sumaron elementos teóricos dentro del marco de la genética de poblaciones y proveyeron un correlato empírico a los modelos matemáticos realizados hasta entonces. Ernst Mayr integró estas ideas de la TSE con la sistemática, proponiendo una salida del esencialismo para centrarse en el pensamiento poblacional. Por último, desde la paleontología, George Gaylord Simpson propuso que la evolución en los niveles macroevolutivos, es decir por encima del nivel especie, no se diferencia en cuanto a mecanismos y procesos de aquellos propios del ámbito microevolutivo (Pigliucci 2007 2744); siendo así aceptados como mecanismos y procesos biológicos para la evolución de los *taxa* de rango superior aquellos mismos que fueron propuestos por la TSE

para las poblaciones. En el contexto del presente trabajo este último punto es especialmente significativo, ya que plantea un escenario en que la genética de poblaciones ha sido desde el origen y consolidación de la TSE el área de conocimiento que aborda los mecanismos de la evolución, relegando a las áreas del conocimiento que indagan en los niveles macroevolutivos solamente el aporte de fenómenos episódicos o singulares.

Por otro lado, una de las distinciones significativas propuestas desde el seno de la TSE, es la dada entre aquellos mecanismos que generan variabilidad biológica *de novo* (*Mg* en adelante), y, por otro lado, la búsqueda de aquellos mecanismos que modifican o cambian los patrones de distribución a través del tiempo y del espacio de la variabilidad preexistente, la cual ha surgido por causas ajenas al mecanismo en cuestión (*Mm*, en adelante). Desde la TSE, para los primeros (*Mg*) se indicaron mecanismos que originan la variabilidad genética tales como la mutación, recombinación, macro-delecciones, duplicaciones, inversiones, translocaciones, mientras que los segundos (*Mm*) pasaron a ser los propiamente llamados “mecanismos evolutivos”, entre los que se cuentan la selección natural, la deriva génica, la mutación recurrente y la migración.

A partir de 1970 se sucedieron un conjunto de críticas y extensiones a los ejes centrales de la TSE desarrolladas por autores como Stephen Jay Gould, Richard Lewontin, Motoo Kimura, Ian Tattersall, Niles Eldredge, entre otros; cuando, por mencionar solamente algunos ejemplos, se consideró de manera crítica el denominado “panselccionismo” (*cf.*, *e.g.*, Gould & Lewontin 1979), la exclusividad de la población como unidad de evolución⁷ y al ámbito microevolutivo como el único relevante en la evolución (*cf.*, *e.g.*, Eldredge 1985; Gould 2002; Folguera & Lombardi 2012).

Teniendo en cuenta que, por sus características, el fenómeno biológico de simbiosis es considerado propio del ámbito macroevolutivo, el abordaje acerca de la importancia y las implicaciones evolutivas de la simbiosis llevada a cabo por Lynn Margulis a lo largo de toda su obra representa uno de los principales intentos de extensión y revisión de la TSE, que en algunos aspectos se encuentra emparentado con las propuestas de los autores antes mencionados, ya que interpela e intenta dar respuesta a problemas comunes. Cabe aclarar que dentro de lo que se denomina “simbiosis” se incluye una variedad de fenómenos considerables que comparten aspectos centrales tales como “la

⁷ Con cierta frecuencia, se observa en la bibliografía especializada cierta confusión entre los términos 'unidad de evolución' y 'unidad de selección'. Sin embargo, en una primera aproximación puede reconocerse una distinción significativa entre ambos. Mientras la unidad de evolución es la entidad que propiamente evoluciona en el tiempo (por ejemplo la población en el ámbito microevolutivo), la unidad de selección es aquella blanco de los propios mecanismos evolutivos (el organismo biológico, en el mismo ejemplo).

vida en común y en contacto físico de organismos de especies diferentes” (Margulis 2002, 10). Como puede apreciarse en los numerosos ejemplos de simbiosis que Margulis aporta y describe en su obra, la simbiosis involucra muchas dimensiones o tipos de contacto entre organismos de diferentes especies: comportamental, fisiológica, de productos génicos y genética (*cf.*, *e.g.*, Margulis 2002; Margulis & Sagan 1995; 2003). Del universo de dimensiones de la simbiosis, y teniendo en cuenta que el análisis que pretendemos llevar a cabo se centra en los mecanismos involucrados en la evolución biológica, el mismo se acotará a lo que Margulis llama “simbiogénesis”. Brevemente, la noción de simbiogénesis usada por esta autora “se refiere al origen de nuevos tejidos, órganos, organismos e incluso especies mediante el establecimiento de simbiosis permanentes de larga duración”⁸ (Margulis 2002 16). Es justamente a partir de este énfasis con el que Margulis propone a la simbiogénesis como fenómeno significativo para dar cuenta de la evolución biológica que surge la pregunta central del presente trabajo: ¿la simbiosis es susceptible de ser considerada únicamente un mecanismo generador de novedades evolutivas (*Mg*) o también constituye propiamente un mecanismo evolutivo (*Mm*) y, en tal caso, a qué ámbito evolutivo corresponden los fenómenos de los que logra dar cuenta? Nuestra hipótesis principal es que la simbiogénesis es susceptible de ser considerada tanto un *Mg* como un *Mm*, aunque la capacidad explicativa parece diferir significativamente entre los fenómenos correspondientes a los ámbitos microevolutivos y macroevolutivos. Particularmente, la acción de la simbiogénesis como *Mm* se da principalmente en el ámbito macroevolutivo, aunque considerando ciertos ejemplos y criterios que expondremos más adelante, es asimismo posible considerar a la simbiogénesis como *Mm* en el nivel microevolutivo. Con el propósito de abordar estos interrogantes, la organización del presente trabajo es la siguiente: en la sección 2 trataremos de reconocer las principales características o atributos que definen a los mecanismos biológicos, para lo que proponemos una serie de criterios que permitan reconocer cuándo un mecanismo biológico actúa como *Mg* o *Mm*. Posteriormente, utilizando las categorías mencionadas, analizaremos el caso particular de la simbiogénesis en la versión de Lynn Margulis. Por último, realizaremos algunas reflexiones de orden general, en particular aquellas dirigidas a contextualizar, en términos evolutivos la importancia de este tipo de abordajes así como al análisis de las conclusiones obtenidas sobre este tema en el contexto general de la filosofía de la biología evolutiva.

8 Cabe aclarar que el término evolutivo “simbiogénesis” -en el sentido en que lo usamos en este trabajo- fue acuñado por Lynn Margulis, aunque lo cierto es que la autora ha aclarado que esta noción evolutiva de la simbiosis fue propuesta previamente por otros naturalistas (Margulis 2002 16).

2. EN BUSCA DE LOS CRITERIOS PARA EL RECONOCIMIENTO DE MECANISMOS GENERADORES DE NOVEDADES EVOLUTIVAS

En primer lugar, cabe señalar que el término "mecanismo" suele estar asociado a cierta polisemia e incluso a importantes disensos de la bibliografía especializada. Sin embargo, por motivos de extensión y dado los objetivos de este trabajo, nos limitaremos a explicitar una de las acepciones más aceptadas que presenta a los "mecanismos" como "colecciones de entidades y actividades que se organizan en la producción de cambios regulares desde las condiciones de comienzo o inicio hasta las condiciones de terminación o acabado" (Craver 2001 58). Bajo esta acepción, los mecanismos están compuestos tanto de entidades como de actividades; donde las actividades son las productoras del cambio y las entidades son aquello que participa de estas actividades (Machamer *et al.* 2000 3). Tal como veremos en las siguientes secciones, en nuestro análisis el cambio involucrado es el propio hecho evolutivo, a la vez que dos entidades biológicas diferentes estarán asociadas: las denominadas unidad de evolución y unidad de selección. Como mencionamos en el apartado anterior, cabe señalar que desde la TSE fueron distinguidos los mecanismos biológicos generadores de variabilidad biológica y aquellos evolutivos, estos son, aquellos que cambian o moldean los patrones de distribución de la variabilidad biológica. Dada la conformación de la TSE los mecanismos evolutivos planteados y sostenidos correspondían al ámbito microevolutivo.

En este sentido, cabe señalar que hay un aspecto que debe ser evaluado y que generalmente es dejado de lado en las consideraciones y en la estructura de la TSE: la noción de jerarquía en la biología evolutiva y la estructura de múltiples niveles del fenómeno de la evolución biológica (*cf.*, *e.g.*, Gould 2002; Vrba & Gould 1986). Estos aspectos constituyen una de las principales características que aporta la propuesta de extensión y revisión de la TSE y no pueden ser soslayados en la búsqueda de criterios generales para identificar mecanismos biológicos en un contexto evolutivo. (ver por ejemplo Eldredge 1985; Brandon 1996; Rose 2001).

De este modo, salvo en casos de escenarios reductivos que no lograron sostenerse a partir de la década de 1970, es claro que desde una perspectiva jerárquica, los criterios para analizar si los mecanismos son *Mg* o *Mm* no se pueden restringir al nivel poblacional. Debido a ello, en lo sucesivo intentaremos clarificar los criterios adoptados para reconocer cuándo un mecanismo biológico genera variabilidad biológica y/o modifica los patrones de distribución de variabilidad asumiendo una perspectiva jerárquica de la biología evolutiva.

2.1. Mecanismos que modifican la variabilidad biológica

Desde la tradición de la TSE, los mecanismos que modifican los patrones de distribución de la variabilidad son aquellos que como consecuencia de su acción cambian las frecuencias de las variantes genéticas (variabilidad genética) entre dos generaciones de una población particular. Los mecanismos que actúan de esta manera pasaron a ser los propiamente llamados “mecanismos evolutivos”. Es importante notar que existen escenarios en los que no se dan cambios netos en los patrones de distribución de la variabilidad, pero que aun así son resultado de la acción de mecanismos evolutivos, en este caso actuando de tal manera que sus efectos se compensan. Ahora bien, resulta necesario en el análisis propuesto para la simbiosis la inclusión de ámbitos evolutivos diversos, más allá del propiamente microevolutivo. Sin embargo, frente a esta búsqueda se presentan al menos tres problemas que son fácilmente identificables. Primero, la noción de “generación” quizás sea suficientemente clara cuando se trata de poblaciones (al menos para una gran variedad de organismos vertebrados), pero es de difícil identificación cuando se intenta aplicarla al resto de los niveles jerárquicos. Por ejemplo, cuando se analiza el nivel “especie”, ¿qué significa “una generación”? Este es un problema que no encuentra una respuesta única, ya que debería definirse caso a caso, en términos de la biología y la distribución espacial de la especie en cuestión, entre otros aspectos. En cualquier caso, se trata de cambio *en o de* entidades biológicas a lo largo del tiempo, más allá de *cómo* las entidades biológicas se perpetúan a través del tiempo en los diferentes niveles. Segundo, en el caso del nivel microevolutivo, en el marco de la TSE el rol de la población es el de unidad de evolución (ver por ejemplo Eldredge 1985; Gould 2002), por lo que en una propuesta jerárquica se hace necesario identificar en cada uno de los niveles de la jerarquía una entidad acotada espacial y temporalmente que cumpla dicho rol. Sin embargo, si bien la unidad de evolución fue determinada con cierta claridad en el caso del ámbito microevolutivo, no es tan claro su reconocimiento en otros ámbitos evolutivos, tal como en la macroevolución. Por ello, acudiremos a la terminología de “dominio” para el caso de una entidad, en cualquiera de los niveles, que esté acotada espacial y temporalmente y en el que ocurra el cambio evolutivo propiamente dicho. En este sentido, la población es un caso particular de “dominio” para el caso específico del ambiente microevolutivo. El tercer y último problema que surge tiene que ver con la necesidad de establecer un criterio claro acerca de qué es propiamente una variante biológica y cómo la reconoceremos. En el caso de un abordaje jerárquico tal como el aquí propuesto, en principio se espera cierta asociación entre una noción particular de variante biológica y los niveles correspondientes. A su vez, desde una perspectiva jerárquica, los mecanismos

que modifican la variabilidad son aquellos que como consecuencia de su acción cambian las frecuencias de los tipos de entidades biológicas (algún tipo de variabilidad biológica) en el dominio del nivel analizado. A partir de las dificultades señaladas, la estrategia que utilizaremos en nuestro análisis será la siguiente: indagaremos las características que tiene que tener un mecanismo para generar propiamente un *hecho evolutivo*. Ahora bien, ¿de qué se trata un *hecho evolutivo*? En principio, desde una primera aproximación puede ser entendida como una modificación biológica significativa y que permanezca a través de las generaciones biológicas. Sin embargo, para los fines de nuestro análisis debemos reconocer propiamente los requerimientos que conforman un *hecho evolutivo*.

Al respecto, hemos reconocido al menos tres requisitos:

1. Número mínimo

Este requisito ha sido inspirado en la propuesta de Caponi (2008, 11) y se refiere a que el resultado de la acción de un mecanismo que produce un *hecho evolutivo* debe incluir más de una variante biológica en el dominio del nivel donde dicho mecanismo actúa. Esto significa que como resultado de la acción de este mecanismo deben coexistir más de un tipo biológico diferentes con un número de representantes de cada uno extensivamente mayor a uno. La relevancia de este requerimiento es que se trata de una instancia básica para diferenciar un *Mm* de un *Mg*, ya que el producto de la acción de un mecanismo que solamente genera variabilidad es un evento biológico espacial y temporalmente único. Tal evento no debería ser considerado un *hecho evolutivo* y este requisito evita dicho escenario (Figura 1). El requisito de *número mínimo* es necesario pero no suficiente para que la acción de un mecanismo produzca efectivamente un *hecho evolutivo*.

2. Repetibilidad

En el contexto de la TSE el requisito de una repetición consistente de las variantes biológicas a través del tiempo es garantizado exclusivamente por medio de la herencia genética. Sin embargo, en las últimas décadas la diversidad de los fenómenos biológicos que aseguran que un atributo de una entidad o grupo de entidades aparezca o se mantenga a través del tiempo han aumentado (*cf.*, *e.g.*, Jablonka et ál. 1998; Jablonka & Lamb 2010). En particular reconocemos tres formas de lograr *repetibilidad*:

- a. herencia genética: *repetibilidad* de una variante biológica en el tiempo por medio de transmisión de información a través de la secuencia nucleotídica.

- b. herencia en sentido amplio: repetibilidad de una variante en el tiempo que se transmite a través de otra unidad de información diferente de la genética, por ejemplo epigenética. Este caso particular se refiere a “la herencia de variaciones fenotípicas, en células y organismos, que no dependen de la variación en la secuencia de ADN” (Jablonka & Lamb 2010, 143). La herencia epigenética incluye, entre otros aspectos, la transferencia de información “cuerpo a cuerpo” (soma a soma) y los cambios heredables generados por las interacciones entre organismos y el ambiente, considerando al ambiente en un sentido amplio que incluye a los efectos de factores abióticos y de otros organismos (Jablonka & Lamb 2010 144-145).
- c. recurrencia: una variante aparece consistentemente en el tiempo pero no debido a la transmisión de información interna –ya sea genética o epigenética- sino como consecuencia de la repetición estable de otro factor, por ejemplo un mismo efecto ambiental en un fenotipo de cualquier entidad biológica que se repite a través del tiempo.

El requisito de *repetibilidad* garantiza uno de los aspectos necesarios, y bastante obvios, de un hecho evolutivo: su permanencia en el tiempo en el dominio particular del nivel particular que se esté analizando (Figura 2).

3. Sesgo

El requisito de *sesgo* está inspirado en los análisis de Yampolsky y Stoltzfus (2001 73-78), en los que usando modelos de genética de poblaciones establecen las condiciones que se deben dar para que la mutación se desempeñe como un *Mm*. En términos generales se basa en la probabilidad diferencial de pasar de un estado biológico al inverso. Es decir, como consecuencia de la acción del mecanismo existe una probabilidad diferencial de pasar de un estado biológico a otro y esto se debe a características propias del fenómeno biológico en cuestión. Este requerimiento garantiza que se evite un escenario de estabilidad dinámica en que, como consecuencia de que existan probabilidades similares de pasar de un estado al inverso, se da un alto número de cambios locales que no produce un cambio global de los patrones de distribución de la variabilidad.

La descripción de los requisitos que un mecanismo debe cumplir para que se considere que produce propiamente un *hecho evolutivo*, y que por ende pueda ser considerado como un *Mm*, deja en claro que éstos tienen diferentes funciones en nuestro análisis. El *sesgo* solo puede tener lugar si el mecanismo en cuestión cumple previamente los requisitos de *número mínimo* y *repetibilidad*. Por lo tanto, el sesgo es un requisito subsidiario de los requisitos principales referidos al *número mínimo* y la *repetibilidad*.

2.2. Mecanismos que generan variabilidad biológica

Del mismo modo que en el caso de los mecanismos evolutivos, cuando se intenta establecer los criterios para reconocer mecanismos que actúan como generadores de variabilidad biológica de *novo*, es decir variantes que previamente no existían, no resulta una tarea sencilla establecer criterios generales que sean adecuados para los diferentes niveles de una jerarquía evolutiva. En el marco de la TSE, la genética clásica ha propuesto un número importante de mecanismos generadores de variabilidad biológica *de novo*, en este caso estrictamente de tipo genética. En el contexto de la TSE los mecanismos que generan variabilidad de novo son aquellos que como consecuencia de su acción producen efectos que se mantienen de una generación a la siguiente. Para una población particular, ello se refiere a la incorporación de alguna variante genética que previamente no existía (es decir, variabilidad genética *de novo*). Sin embargo, es claro que desde una concepción jerárquica de la evolución los requisitos que un mecanismo debe cumplir para ser considerado un generador de variabilidad no se pueden limitar a las propuestas de la TSE, ya que esto implicaría restringirse sólo a aquellos mecanismos involucrados en el origen de variantes genéticas que se manifiestan a niveles microevolutivos. En este sentido, además de considerar la generación de variabilidad de *novo* en el sentido estricto de la TSE también debemos tener en cuenta el concepto de innovación, es decir el caso particular de generación de novedades evolutivas en niveles macroevolutivos. La innovación refiere al origen de variantes biológicas –no necesariamente genéticas– que previamente no existían en niveles superiores de la jerarquía evolutiva. En general se refiere al surgimiento de nuevos elementos constitutivos de planes corporales (Müller 2010 312). Es muy pertinente recordar los diferentes tipos de innovaciones propuestas por Müller (2010): a) las innovaciones de tipo I, que corresponden al origen de las principales estructuras de los diferentes planes corporales de los metazoos, la mayor parte de los cuales se generaron en la explosión del Cámbrico; b) las novedades de tipo II, que corresponden a los nuevos elementos estructurales que se agregan a un plan corporal ya establecido (como por ejemplo, caparzones o plumas) y, finalmente, c) las novedades de tipo III, las cuales corresponden a grandes cambios en caracteres ya existentes en los planes corporales. Mientras que estas últimas constituirían cambios cuantitativos, que podrían explicarse a través de los mecanismos generales de variación y selección, esto no ocurriría con los otros dos tipos de novedades. Entonces, desde una perspectiva jerárquica, los mecanismos generadores de variabilidad biológica *de novo* son aquellos que como consecuencia de su acción producen una variante biológica particular que previamente no existía en el dominio del nivel analizado. Esta noción extendida a los niveles macroevolutivos presenta, dada su pretensión de incluir una estructura jerárquica de la evolución, los

mismos inconvenientes que los destacados en el apartado anterior para los *Mm*. Estos problemas operativos y conceptuales que se presentan al asumir la noción de *Mg* en un marco jerárquico, nos llevaron a buscar una forma alternativa de reconocerlos. Dicha alternativa se relaciona directamente con los criterios asumidos respecto a los requisitos que un mecanismo debe cumplir para que se considere que produce un *hecho evolutivo*, que desarrollamos anteriormente.

En este caso proponemos que un mecanismo actúa como un *Mg* jerárquico si como consecuencia de su acción se generan variantes biológicas que previamente no existían y además no se cumplen simultáneamente los requisitos de *número mínimo*, *repetibilidad* y *sesgo*. Cabe aclarar que este escenario es el que tiene que darse para que un mecanismo actúe exclusivamente como un *Mg*. De este enfoque se deduce directamente que un mecanismo biológico cualquiera puede, dada sus características, contener la posibilidad de actuar tanto como *Mm* o como *Mg*. En la Tabla 1 se resumen los escenarios posibles, que hemos planteado en la presente sección del trabajo, respecto a la acción de los mecanismos biológicos.

En la siguiente sección utilizaremos estos desarrollos para analizar si la simbiogénesis como mecanismo presenta la posibilidad de actuar como *Mm*, como *Mg* o bien como ambos.

3. SIMBIOGÉNESIS COMO MECANISMO

3.1. Un rol extendido: simbiogénesis como *Mm*

El esquema de análisis que planteamos hasta aquí requiere, para dilucidar si la simbiogénesis actúa efectivamente como *Mm*, evaluar si ésta cumple con los tres requisitos señalados. Con este fin, analizaremos si cumple o no cada uno de los requisitos previamente expuestos:

Número mínimo: Teniendo en cuenta que puede suceder más de un evento de simbiogénesis en un mismo dominio particular, el requisito de número mínimo está garantizado. Esto puede ser así en el caso de que sucedan dos o más eventos de simbiogénesis entre dos entidades biológicas diferentes (Figura 4a), o si se trata de eventos de simbiogénesis de una entidad biológica que entra en convivencia física permanente con más de una entidad equivalente pero en dos asociaciones diferentes entre sí (Figura 4b). Por ejemplo, situándonos dentro de un dominio en un nivel macroevolutivo de la jerarquía evolutiva pueden darse dos o más eventos de simbiogénesis independientes entre la especie A y la especie B (Figura 4a); también puede suceder el caso de

simbiogénesis entre una especie A y una especie B y con otra especie C, cada uno de los cuales debe haber experimentado dos o más eventos de simbiogénesis (Figura 4b). En la Figura 4c se muestra el caso, también posible, donde suceden dos eventos de simbiogénesis múltiples entre pares diferentes de especies. Todos estos escenarios son susceptibles de ser considerados y en cada uno de ellos se cumpliría el requisito de *número mínimo*, ya que como resultado de la acción de la simbiogénesis se produce más de un tipo biológico diferente con un número de representantes de cada uno mayor a uno.

Repetibilidad: La *repetibilidad* de las nuevas variantes biológicas producidas por un evento de simbiogénesis puede darse por dos instancias diferentes: herencia en sentido amplio y herencia genética. Cuando como consecuencia de un evento de simbiogénesis se producen cambios a nivel epigenético, y estos son transmitidos en el paso de la entidad biológica de que se trate a través del tiempo, estamos ante un caso de *repetibilidad* por herencia epigenética; es decir un tipo de herencia en sentido amplio. Por ejemplo, un escenario factible para este caso es que, como consecuencia de un evento de simbiogénesis, se den cambios en el citoplasma celular de un organismo y que estos se transmitan y se mantengan a través del tiempo mediante diversos procesos epigenéticos, que resultan admisibles en estas situaciones, tales como la transferencia de información “cuerpo a cuerpo” (soma a soma) y los cambios heredables generados por las interacciones entre los organismos y el ambiente (Jablonka & Lamb 2010 144-145). En particular, este escenario podría darse en las primeras etapas de un caso de endosimbiosis en que no ha sucedido una unión de genomas. Si bien Margulis no utiliza los mismos conceptos y categorías que Jablonka y Lamb, se puede rastrear en su obra la importancia que daba a la herencia epigenética en los eventos de simbiosis en general y sobre todo para su teoría de la endosimbiosis serial, sobre el origen y diversificación de los reinos de la vida (Margulis 2002 41-44). Dicha postura de considerar tipos de herencia no nucleares es explicitada en la siguiente reflexión, que incluye una crítica y una ampliación de los postulados de la genética clásica:

Desde el punto de vista de la herencia, el citoplasma de una célula puede ser tranquilamente ignorado.’ Incluso cuando leí esta afirmación por primera vez, expresada con confianza por T. H. Morgan, catedrático de Columbia y persona clave en la fundación de la genética en 1945, la consideré una arrogante simplificación. La herencia celular, tanto nuclear como citoplásmica, siempre se debe tener en cuenta en lo que respecta a la célula completa, al organismo completo (Margulis 2002 33-34).

Respecto a la herencia genética, es bastante directo asumir que este tipo de proceso puede también ocurrir como resultado de la simbiogénesis, en tanto

que en su forma más intensa esta implica que los simbioses se integren a nivel del genoma.

Sesgo: *sesgo* en la simbiogénesis se puede producir de dos maneras diferentes. En principio en un escenario análogo al caso de la probabilidad diferencial de pasar de un estado al inverso en la mutación puntual del ADN en el marco de la genética de poblaciones, por ejemplo al pasar de una base de adenina a una de guanina en un determinado punto del genoma. El caso análogo en la simbiogénesis sería que el evento simbiogenético se produzca pero presente la potencialidad real de revertirse. Es decir, que suceda el evento de relación física e íntima entre dos entidades presenta cierta probabilidad (p_a) y la disociación de esta unión presenta una probabilidad independiente (p_b). Como mostramos en la Figura 3, cuando $p_a > p_b$ se estaría en un caso de simbiogénesis con *sesgo*. El problema que surge aquí es que dada la naturaleza del fenómeno de simbiogénesis a establecer “simbiosis permanentes de larga duración”, la reversibilidad del evento simbiogenético tiende a cero, y por ende p_b tiende a cero; con lo cual estaríamos ante un caso trivial de *sesgo* debido a que $p_a > p_b$. Sin embargo, en aquellos casos en que exista la posibilidad de reversiones de la simbiogénesis, donde la tasa de reversión del evento sea muy pequeña pero diferente a cero, se está en un escenario de *sesgo* análogo al del *sesgo* mutacional que inspira este requisito.

Por otro lado, se puede pensar que el *sesgo* en la simbiogénesis se puede producir si existe una probabilidad diferencial de que una entidad biológica entre en convivencia física estable con una determinada entidad respecto de otra entidad equivalente, pero diferente. Estaríamos ante una situación de $p_a > p_b$ pero en la cual las probabilidades se refieren a fenómenos diferentes al del caso anterior (Figura 5). A diferencia del escenario anterior, este se basa en la asociación simbiogenética preferencial entre ciertas entidades, algo que es parte del fenómeno de simbiogénesis tal cual ha sido propuesto y documentado por Margulis en su obra. Cabe aclarar que aquí el *sesgo* no presenta una forma análoga al caso de la mutación ya que no se trata de dos *estados* de una misma entidad (un sitio en el genoma o un alelo) sino que están involucradas al menos tres entidades. En todo caso, la asociación preferencial entre ciertas entidades en detrimento de otra asociación remite a la idea de mutación recurrente.

Como conclusión parcial se puede afirmar que la simbiogénesis presenta la potencialidad de actuar como un *Mm*, ya que existen escenarios posibles donde como consecuencia de su acción se cumplen simultáneamente los requisitos de *número mínimo*, *repetibilidad* y *sesgo*.

Esta conclusión parcial plantea dos nuevos interrogantes: i) ¿en qué ámbito evolutivo (micro o macro) la simbiogénesis actúa como *Mm*? y ii) ¿con qué

frecuencia pueden suceder las condiciones para que se cumplan los tres requisitos planteados y la simbiogénesis actúe como *Mm*? Respecto a la primera pregunta, podemos decir que debido a las entidades que participan del mecanismo es razonable asumir que este tipo de situaciones se presentan en cambios que suceden a niveles altos de la jerarquía evolutiva. Sin embargo, en palabras de Margulis, la acción de la simbiogénesis como *Mm* sería de un tipo particular: “la simbiogénesis es el cambio evolutivo mediante la herencia del conjunto de genes adquiridos” (Margulis 2002 19). Esta concepción de la simbiogénesis que expone Margulis está emparentada con aquellas propuestas que dan especial importancia a la epigénesis y a la herencia epigenética, tal como en el caso de la postura de Jablonka y colaboradoras antes mencionada, así como lo expresado en la propuesta de West-Eberhard acerca de lo que denomina “coquetear con el fantasma de Lamarck” (West-Eberhard 2007, 439). En el contexto de la obra de Margulis, la idea de caracteres incorporados durante la vida de un organismo capaces de otorgar determinadas ventajas o capacidades y que, a su vez, sean heredables, puede ser considerado cercano a algunos aspectos propios de la propuesta de Lamarck y, de este modo, contrario a los pilares de la TSE.

Pasando al segundo interrogante, en una primera evaluación y atendiendo a la concepción general que se suele tener sobre la simbiogénesis, que frecuentemente se asume que ocurre a partir de eventos esporádicos, se podría decir que la frecuencia con la que la simbiogénesis actúa como *Mm* sería potencialmente baja; sin embargo hay escenarios en los que esto no sería necesariamente así. Por ejemplo, en casos en que por la similitud de hábitats que entidades de diferentes especies ocupan, sumado a características ecológicas y fisiológicas que los hacen propensos a encontrarse y entrar en contacto físico de algún tipo, pueden darse casos de simbiogénesis recurrentes y estables durante periodos importantes de las existencias de las entidades en cuestión. De este modo, respecto a la frecuencia de acción de la simbiogénesis como *Mm*, ya sea en niveles micro o macroevolutivos, los dos factores que están influyendo son la recurrencia y la estabilidad; por lo que entendemos que en las condiciones de contexto antes señaladas no se encuentran argumentos para suponer que la simbiogénesis es poco frecuente en el nivel microevolutivo, o al menos, menos frecuente que en el macroevolutivo.

3.2. El rol habitual: simbiogénesis como *Mg*

Abordar esta cuestión es una tarea bastante directa: cuando actúa la simbiogénesis por medio de la convivencia permanente en relación física próxima de dos organismos de especies diferentes se originan nuevos tejidos, órganos,

organismos e incluso especies, es decir, variantes biológicas que previamente no existían. En los términos de nuestro tipo de análisis, es claro que existen múltiples situaciones donde la simbiogénesis no cumple simultáneamente los tres requisitos planteados, y por ende, actúa como *Mg*. El ejemplo directo de esto es cuando sucede un evento único de simbiogénesis entre dos entidades biológicas diferentes, donde se puede dar repetibilidad (Figura 6a) o no (Figura 6b). Cabe aclarar que la situación en la que un mecanismo tiene tanto la potencialidad de cumplir los tres requisitos como de no hacerlo, no es la regla. El ejemplo paradigmático es la selección natural, un mecanismo que por su naturaleza siempre cumple los tres requisitos y por lo tanto siempre actúa como *Mm*.

Pensar a la simbiogénesis como un *Mg*, sin dudas constituye la concepción más extendida; Margulis así lo plantea a lo largo de su obra y lo sintetiza en la siguiente frase: “la simbiosis (...) es crucial para el entendimiento de la novedad evolutiva y el origen de nuevas especies” (Margulis 2002 16). Es más, enfatiza que este rol es altamente relevante en la historia de la vida en la Tierra: “la simbiogénesis es mucho más espléndida que el sexo como generadora de novedad evolutiva.” (Margulis 2002 108). Al igual que en el apartado anterior, cabe preguntarse: ¿con qué frecuencia y en qué ámbito evolutivo (micro o macro) la simbiogénesis actúa como *Mg*? Teniendo en cuenta la amplia cantidad de reportes de casos de simbiogénesis actuando como *Mg* que se encuentran recopilados en los libros de Margulis, se puede especular que no es baja la frecuencia con la que la simbiogénesis actúa como *Mg* (cf., e.g., Margulis 2002; Margulis & Sagan 1995; 2003). Respecto al ámbito de acción, se reconoce que al ser una unión de organismos de diferentes especies, la acción de la simbiogénesis como *Mg* se podría adjudicar al ámbito macroevolutivo. Es decir, presentar a la simbiogénesis como un mecanismo de innovación. Sin embargo, queda planteado cierto problema asociado, ya que lo que entra en contacto físico como entidades, no son especies sino organismos. De todas maneras, existe una importante evidencia empírica sobre la simbiogénesis como generadora de nuevas entidades de rango específico e incluso de taxa de nivel superior al específico. El ejemplo más claro de ello es el origen de las células eucariotas, conforme a la interpretación que proporciona la teoría de la endosimbiosis serial, que propone que como consecuencia de eventos consecutivos y anidados de simbiogénesis se generaron innovaciones evolutivas de tal nivel de profundidad que emergieron entidades biológicas de tipo celular con formas de organización básica novedosas, que dieron origen a los diferentes linajes eucariotas representados en los reinos de protistas, plantas, hongos y animales (Margulis 2002, 41-44). Además de una consideración clara del rol de la simbiogénesis

en la innovación, Margulis ha intentado presentar también a la simbiogénesis como fuente importante en la generación de variación biológica a nivel poblacional (microevolutivo), equiparándola o incluso dándole mayor relevancia que a la mutación, el mecanismo tradicional propuesto por la TSE para tal rol: “demostraremos aquí que la fuente principal de variación hereditaria no es la mutación aleatoria, sino que la variación importante transmitida que conduce a la novedad evolutiva, procede de la adquisición de genomas.” (Margulis & Sagan 2003, 36). Haciendo referencia a un ejemplo concreto menciona que: “...las plantas que tienen micorrizas en sus raíces son seleccionadas naturalmente: en suelos deficientes en nutrientes producen semillas más pesadas, con mayores reservas de nitrógeno y fósforo que sus homólogas no vinculadas a los hongos.” (Margulis 2002 131). Es decir, la simbiogénesis fisiológica entre una planta y un hongo genera variabilidad fenotípica intrapoblacional sobre la que luego actúa la selección natural. En el ejemplo expuesto, el origen de la variabilidad es simbiótico; y en relación con ello, pensamos que en diversos casos existe la potencialidad de que la simbiogénesis opere como un mecanismo generador de variación *de novo* en un ámbito microevolutivo, aunque esta idea no es uniformemente aceptada por la comunidad de biólogos evolutivos.

4. REFLEXIONES FINALES

A partir del análisis que hemos realizado podemos afirmar que la noción de simbiogénesis propuesta por Lynn Margulis posee especial relevancia en el marco de la biología evolutiva contemporánea, mostrando ciertas particularidades que la sitúan como un caso de análisis sumamente interesante, en la medida en que permite apartarse en más de un sentido de la ortodoxia representada por la TSE, y alimentar diversas controversias. En una primera aproximación a la hipótesis planteada concluimos que la simbiogénesis presenta la potencialidad de cumplir un doble rol: actuar como *Mm*, siendo en este caso un *Mm* que está involucrado en causas últimas; y actuar también como *Mg*, tratándose aquí de causas próximas.

En cuanto al ámbito evolutivo en el que la simbiogénesis actúa, podemos decir que la acción de la simbiogénesis operando como *Mg* en niveles macroevolutivos presenta un alto grado de probabilidad, siendo el rol más habitual que tradicionalmente se le suele asignar en la biología evolutiva. Por lo que aquí hemos analizado, este rol se podría hacer extensivo a los ámbitos microevolutivos, sostenido entonces la acción de la simbiogénesis como *Mg* en varios niveles de la jerarquía evolutiva.

Respecto a su papel como *Mm*, en principio, el hecho de que la simbiogénesis pueda actuar como mecanismo macroevolutivo y también microevolutivo, ya que cumple los requisitos que hemos planteado como necesarios para que cualquier mecanismo sea considerado como evolutivo y no solo como generador de variantes o innovaciones, plantea la necesidad de prestar mayor atención a este fenómeno. Tal situación se relaciona asimismo con la “recuperación” del ámbito macroevolutivo ya que, como hemos mencionado, estamos frente a un mecanismo que en su consideración habitual es frecuentemente relegado a su acción como *Mg* en los ámbitos macroevolutivos; y proponemos aquí que presenta la potencialidad de extender su rol primero como *Mg* a los ámbitos microevolutivos y además sumar un nuevo rol como *Mm*. Posiblemente este doble papel de *Mg* y *Mm* se manifieste con diferentes niveles de claridad en los ámbitos microevolutivos y macroevolutivos, siendo más evidente en los altos niveles de jerarquía. De todas maneras las condiciones de posibilidad de que también actúe con cierta relevancia en ámbitos microevolutivos están planteadas, quedando explicitada la necesidad de profundizar sobre este punto particular en un futuro. Por último, el recorrido que hemos hecho en este trabajo muestra que el análisis, la conceptualización y la recopilación de reportes sobre la simbiogénesis aparece como una vía fértil para apartarse de la ortodoxia microevolutiva, y realizar aportes valiosos al seno de la biología evolutiva actual, por lo pronto, en tanto mecanismo significativo en niveles macroevolutivos, aunque no de manera exclusiva.

| | | El mecanismo actúa como... | | | | |
|-----------------------------|---|---|--|---------------------|------------------------|-----------|
| | | <i>Mg</i> | <i>Mg</i> | <i>Mg</i> | <i>Mg</i> | <i>Mm</i> |
| Requerimiento | <i>Número mínimo</i> | no | si | no | si | si |
| | <i>Repetibilidad</i> | no | no | si | si | si |
| | <i>Sesgo</i> | si | si o no | si o no | no | si |
| Escenario biológico posible | Alto número de variantes biológicas nuevas, “instantáneas” y únicas | Aparición de variantes biológicas nuevas, “instantáneas” pero no únicas | Bajo número de variantes biológicas nuevas y persistentes en el tiempo | Equilibrio dinámico | <i>Hecho evolutivo</i> | |

Tabla 1: Se muestran, a modo de resumen, las combinaciones posibles para la acción de un mecanismo biológico cualquiera en términos de requisitos para producir un *hecho evolutivo* y los escenarios biológicos que se darían en cada caso.

Mg: mecanismos que generan variabilidad biológica *de novo* o nueva. *Mm*: mecanismos que modifican o cambian los patrones de distribución a través del tiempo y del espacio de la variabilidad preexistente, la cual ha surgido por causas ajenas al mecanismo en cuestión.

LEYENDAS DE FIGURAS:

Figura 1: Cambio de la variabilidad biológica en el tiempo debido a la acción de mecanismos jerárquicos que no cumplen el requisito de *número mínimo*. Los círculos de diferentes colores representan entidades biológicas de diferente tipo. Puede tratarse de entidades presentes en cualquiera de los niveles de la jerarquía evolutiva. La acción del mecanismo produce solamente una variante biológica en el dominio del nivel donde dicho mecanismo actúa. No se da una modificación importante y consistente de la variabilidad en el tiempo.

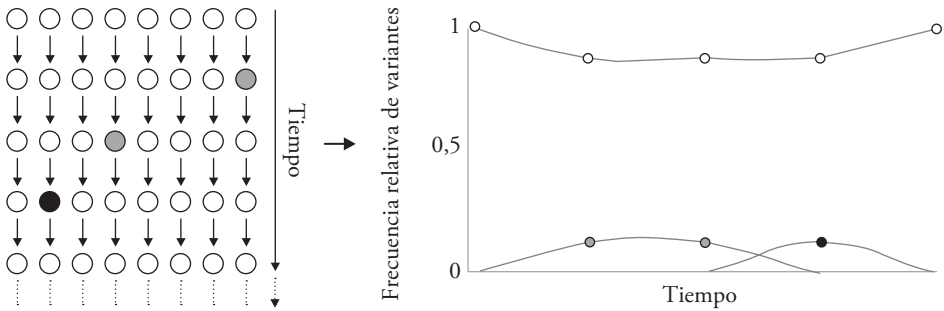


Figura 2: Ejemplos de cambio de la variabilidad biológica en el tiempo debido a la acción de mecanismos que cumplen (izquierda) o no cumplen (derecha) el requisito de *repetibilidad*. Los círculos de diferentes colores representan entidades biológicas de diferente tipo. En el caso que se da *repetibilidad* se muestra ejemplos de *repetibilidad* por herencia genética o en sentido amplio (círculo negro) o por recurrencia (círculos grises, el “rayo” representa un efecto ambiental).

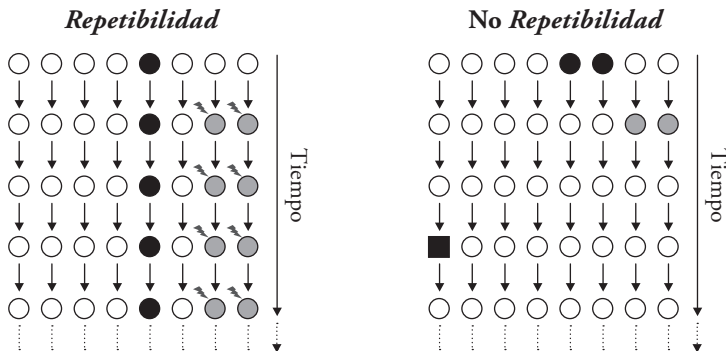


Figura 3: Cambio de la variabilidad biológica en el tiempo debido a la acción de mecanismos jerárquicos que no cumplen (izquierda) o que cumplen (derecha) el requisito de *sesgo*. Los círculos de diferentes colores representan entidades biológicas de diferente tipo. Notar que en el caso en que el mecanismo no produzca *sesgo* no se genera una modificación importante y consistente de la variabilidad en el tiempo (izquierda) y en el caso que sí produzca *sesgo*, el efecto sucede (derecha).

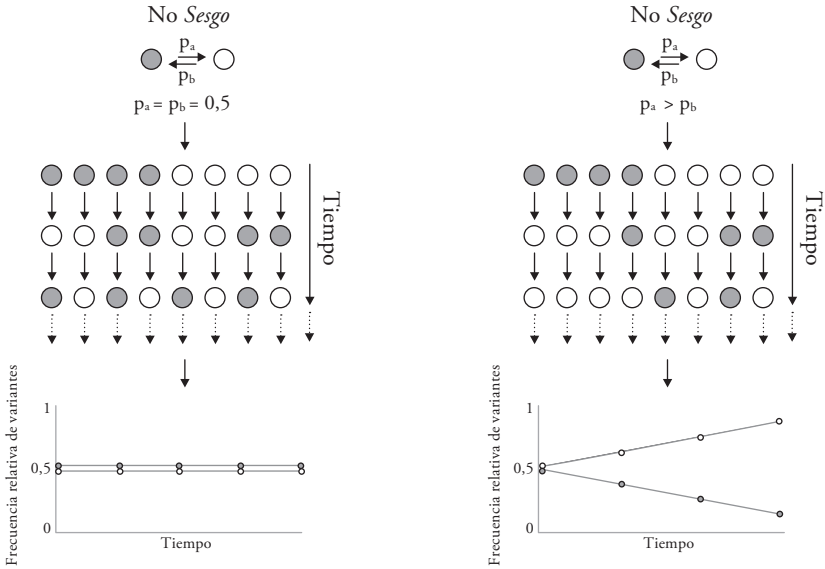
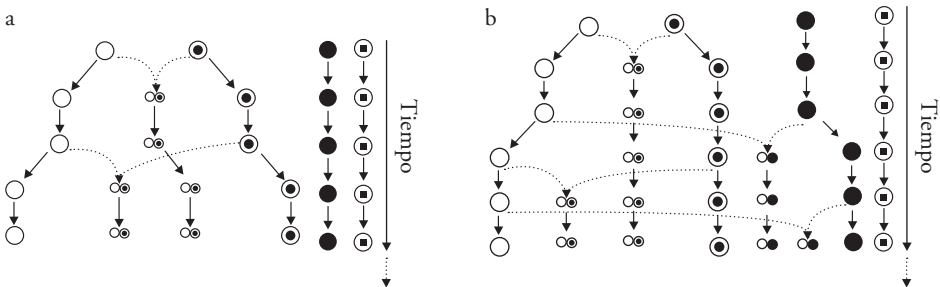


Figura 4: Posibles escenarios en los que la acción de la simbiogénesis como mecanismo produzca como resultado el cumplimiento del requisito de *número mínimo*. En este caso particular los diferentes tipos de círculos representan a especies distintas. Los casos que dos especies se unen por líneas punteadas representan eventos de simbiogénesis. Todos estos escenarios son posibles y en todos se cumpliría el requisito de *número mínimo*, ya que como resultado de la acción de la simbiogénesis se produce más de un tipo biológico diferente (especies en este ejemplo) con un número de representantes de cada uno mayor a uno. En estos escenarios hipotéticos no actúa otro mecanismo que no sea la simbiogénesis.



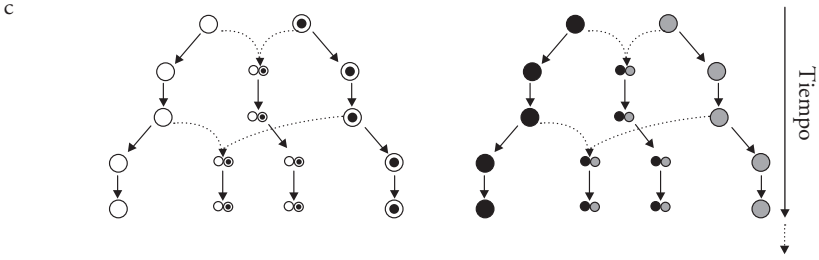


Figura 5: Escenario donde la simbiogénesis actuaría como un mecanismo que produce *sesgo*. Los círculos de diferentes colores representan entidades biológicas de diferente tipo. p_a y p_b son las probabilidades de que una entidad biológica entre en convivencia física permanente con una determinada entidad que con otra equivalente pero diferente. En este escenario hipotético no actúa otro mecanismo que no sea la simbiogénesis.

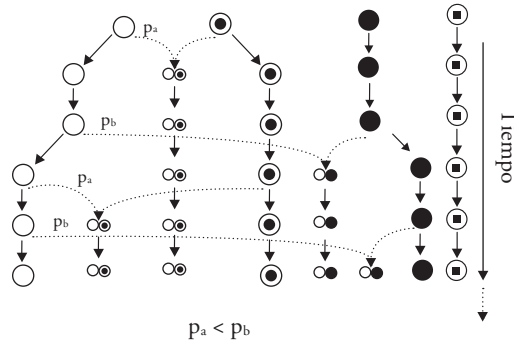
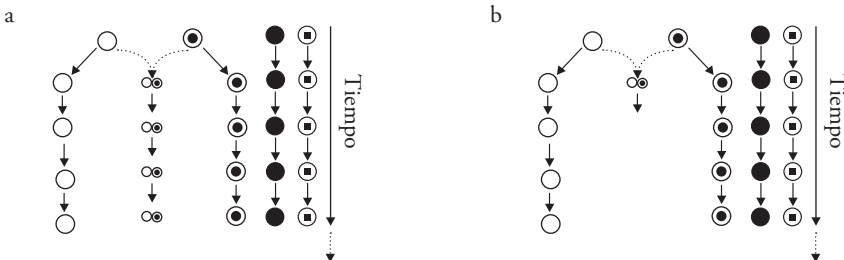


Figura 6: a) Evento único de simbiogénesis entre dos de entidades biológicas diferentes donde se da *repetibilidad*. b) Evento único de simbiogénesis entre dos de entidades biológicas diferentes donde no se da *repetibilidad*. Los círculos de diferentes colores representan entidades biológicas de diferente tipo. El evento de simbiogénesis está representado por la unión de dos ítems por líneas punteadas. Estos dos escenarios representan situaciones hipotéticas donde la simbiogénesis actúa como Mg. En este escenario hipotético no actúa otro mecanismo que no sea la simbiogénesis.



TRABAJOS CITADOS

- Brandon, Robert N. *Concepts and Methods in Evolutionary Biology*. Cambridge: Cambridge University Press, 1996.
- Caponi, Gustavo. “El segundo pilar. La biología evolucionaria desenvolvimental y el surgimiento de una teoría complementaria a la teoría de la selección natural”. *Ludus Vitalis* XVI (2008): 3-32.
- Craver, Carl F. “Role functions, mechanisms, and hierarchy”. *Philosophy of Science* 68 (2001): 53-74.
- Eldredge, Niles. *Unfinished Synthesis: Biological Hierarchies and Modern Evolutionary Thought*. Nueva York: Oxford University Press, 1985.
- Folguera, Guillermo & Lombardi, Olimpia. “The relationship between microevolution and macroevolution, and the structure of the extended synthesis”. *History and Philosophy of the Life Sciences* 34 (2012): 539-559.
- Gould, Stephen J. *The Structure of the Evolutionary Theory*. Cambridge: Harvard University Press, 2002.
- Gould, Stephen J. & Lewontin, Richard C. “The spandrels of San Marco and the panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme”. *Proceedings of the Royal Society of London* 20 (1979): 581-98.
- Jablonka, Eva & Lamb, Marion. “Transgenerational epigenetic inheritance”. *Evolution. The extended synthesis*. Eds.: Pigliucci, M. & Müller G. B. Cambridge: The MIT Press, 2010. 137–174.
- Jablonka, Eva; Lamb, Marion & Avital, Eytan. “Lamarckian' mechanisms in darwinian evolution”. *Trends in Ecology and Evolution* 13 (1998): 206-10.
- Lewontin, Richard C., Moore, John A., Provine, William B. y Wallace, Bruce. *Dobzhansky's Genetics of Natural Populations*. Nueva York: Columbia University Press, 1981.
- Lynch, Michael. *The Origins of Genome Architecture*. Sunderland: Sinauer Associates, 2007.
- Machamer, Peter K.; Darden, Lindley & Craver, Carl F. “Thinking about mechanisms”. *Philosophy of Science* 67 (2000): 1-25.
- Margulis, Lynn. *Planeta Simbiótico. Un Nuevo punto de vista sobre la evolución*. Madrid: Editorial Debate, 2002.

- Margulis, Lynn & Sagan, Dorion. *Microcosmos. Cuatro mil millones de años de evolución desde nuestros ancestros microbianos*. Barcelona: Tusquets Editores, 1995.
- . *Captando Genomas: Una Teoría Sobre el Origen de las Especies*. Barcelona: Editorial Kairós, 2003.
- Mayr, Ernst. “Cause and effect in biology”. *Science* 134 (1961):1501-1506.
- . “What Was the Evolutionary Synthesis?”. *Trends in Ecology and Evolution* 8.1 (1993): 31-34.
- Müller, Gerd B. (2010). “Epigenetic innovation”. *Evolution. The extended synthesis*. Eds.: Pigliucci, M. & Müller G. B. Cambridge: The MIT Press, 2010. 307-332.
- Pigliucci, Massimo. “Do we need an extended evolutionary synthesis?” *Evolution* 61.12 (2007): 2743–2749.
- Rose, Steven. *Trayectorias de vida*. Granica, Barcelona, 2001.
- Templeton, Alan R. *Population Genetics and Microevolutionary Theory*. Hoboken: John Wiley & Sons, 2006.
- Vrba, Elisabeth S. & Gould Stephen J. “The hierarchical expansion of sorting and selection; sorting and selection cannot be equated”. *Paleobiology* 12 (1986): 217-228.
- West-Eberhard, Mary J. “Dancing with DNA and flirting with the ghost of Lamarck”. *Biology and Philosophy* 22 (2007):439–451.
- Yampolsky, Lev & Stoltzfus, Arlin. “Bias in the introduction of variation as an orienting factor in evolution”. *Evolution & Development* 3.2 (2001): 73-83.