

División de Ciencias Sociales y Humanidades

**Crítica a las jerarquías biológicas
y a las categorías de
organismo-individuo, población y especie**

Tesis Doctoral

para obtener el grado de

**Doctor en Ciencias Sociales y
Humanidades**

Presenta

Oswalth Manuel Basurto Bravo

Director:

Dr. Mario Casanueva López

Asesores:

Dra. Violeta Aréchiga Córdova
Dr. Maximiliano Martínez Bohórquez

Sinodales:

Dra. Violeta Aréchiga Córdova
Dr. Jaime Fabrizzio Guerrero Mc Manus
Dra. Mariana Peimbert Torres

Marzo 2017

CONTENIDO

Agradecimientos	5
Introducción	9
1 Las jerarquías biológicas y su importancia	15
1.1 Como elemento integrador del conocimiento	16
1.2 Como condición de posibilidad para el plantear determinados dominios teóricos	22
1.3 Como elemento didáctico	24
1.4 Problemas en la jerarquía de niveles	26
1.4.1 <i>Grupos de organismos</i>	26
1.4.2 <i>Transiciones evolutivas</i>	27

Primera parte: Una escalera ontológica con huecos, peldaños Irregulares y peldaños sobrantes por fuera de la escalera

2 Problemas en la jerarquía de niveles: organismos gigantes, coloniales y modulares	35
2.1 Organismos gigantes sin fronteras definidas: <i>Armillaria solidipes</i>	36
2.2 Organismos coloniales: <i>Physalia physalis</i>	37
2.3 Los superorganismos	39
2.3.1 <i>Hormigas y abejas</i>	41
2.3.2 <i>Termitas y sus estructuras abióticas</i>	47
2.4 Organismos modulares: gramíneas y algunas otras plantas	52
3 Problemas en la jerarquía de niveles: relaciones estrechas entre los individuos	55
3.1 La simbiosis y la emergencia de nuevos tipos de individuos	55
3.1.1 <i>Relaciones externas entre los individuos: los líquenes y la rizosfera</i>	59
3.1.2 <i>Relaciones internas entre los individuos: la emergencia de nuevos organismos</i>	67
3.2 El individuo como holobionte: su construcción a través de la sintrofia	79
4 Problemas en la jerarquía de niveles: las biopelículas	85
4.1 El surgimiento de un nuevo nivel ontológico: las biopelículas	86
4.1.1 <i>Descubrimiento de las biopelículas</i>	87
4.1.2 <i>Inclusión de las biopelículas en el paradigma de la jerarquía taxonómica</i>	89
4.2 La organización general de las biopelículas: individuos sin fronteras definidas	91
4.2.1 <i>Organización como organismos: construcción de señales y símbolos entre entidades.</i>	92
4.2.2 <i>Organización celular y organización molecular de las biopelículas</i>	93

Segunda Parte: Tres peldaños ¿Tres? ¿Peldaños?

5 Crítica a la noción de organismo individual	101
5.1 La herencia de la noción de organismo	101
5.1.1 <i>La noción de organismo y sus múltiples significados</i>	102
5.1.2 <i>El mecanicismo de los siglos XVII y XVIII</i>	104
5.1.3 <i>Los vitalistas y el organismo</i>	108
5.1.4 <i>El caso de Kant</i>	111
5.1.5 <i>La noción de organismo en el siglo XIX</i>	114

5.2	¿Qué es un individuo? Stephen J. Gould	116
5.3	En defensa de la individualidad. Ellen Clarke	119
5.4	La ontología del organismo individual	125
6	La población como concepto integrador en evolución	129
6.1	¿Cómo se define la población?	129
6.2	Población local y regional: las metapoblaciones	133
6.2.1	<i>La sensibilidad de la escala y fronteras difusas</i>	137
6.3	Los problemas del enfoque poblacional y su importancia ontológica	140
6.3.1	<i>Ernst Mayr: esencialismo y enfoque poblacional</i>	140
6.3.2	<i>El origen del enfoque poblacional</i>	142
7	La imposibilidad de la especie	151
7.1	¿Qué es una especie? Especie como taxón y como categoría	151
7.2	El problema del concepto de especie	156
7.3	El papel del nominalismo	158
7.4	Clasificación de las nociones de especie	161
7.4.1	<i>Las especies como entidades no reales (nominalismo)</i>	166
7.4.2	<i>Las especies como entidades abstractas (esencialismo)</i>	166
7.4.3	<i>Las especies como entidades físicas concretas</i>	170
7.4.4	<i>Las especies como relaciones</i>	173
7.5	La especie como un problema sin solución	173
8	Conclusiones: Rampas y distribuidores viales	181
8.1	Problemas en la jerarquía de niveles: organismo-individuo, población y especie	181
8.2	El papel de estas categorías en las teorías biológicas	182
8.3	La jerarquía de la vida como un continuo	187
	Bibliografía	193

Agradecimientos

En este texto se hace una crítica a las Jerarquías Biológicas (JB), y particularmente a tres categorías que son las de organismo-individual, población y especie. Al final de la obra se sugiere que es quizá el holobionte la categoría a partir de la cual podríamos hacer representaciones más interesantes de la vida en el planeta.

El holobionte es la unidad formada por organismos simbióticos, algunos de ellos multicelulares y otros unicelulares más o menos independientes. De esta forma cualquier mamífero o un árbol son buenos ejemplos de holobiontes. Entonces, la idea de individuo, se desvanece.

Lo que es importante subrayar, es que los organismos estamos profundamente relacionados unos con otros. Difícil, por tanto, es asumir que este texto es producto del esfuerzo de una sola persona. Por el contrario, se trata de un esfuerzo colectivo en el que abundan la empatía, la amistad y el apoyo incondicional, aunque quisiera hacer patente que la responsabilidad de lo aquí escrito sólo es mía y de mi microbioma.

Por ello, quisiera expresar el más profundo agradecimiento a todas las personas que de alguna manera se vieron involucradas en el desarrollo de esta crítica.

En primer lugar, agradezco a la institución en la que laboro, la Universidad Autónoma de la Ciudad de México, y en particular en el Plantel San Lorenzo Tezonco a todas las personas que en todo momento me brindaron la oportunidad de terminar esta investigación. Especialmente a la Coordinación del Plantel San Lorenzo Tezonco, a la Coordinación del Colegio de Ciencias y Humanidades y a la Coordinación del Colegio de Humanidades y Ciencias. Las academias en las que he trabajado en los últimos años siempre mostraron solidaridad por el proyecto y por ello a los profesores de la Academia de Cultura Científica y Humanística, la Academia de Biología, la Academia de Biología Humana y la de Educación Ambiental mi más sincero reconocimiento.

Desde hace muchos años la Universidad Autónoma Metropolitana (UAM) me abrió sus puertas y ahí pude descubrir, casi desde hace más de 30 años, que se podía trabajar en el área de la Filosofía de la Biología o en la Biología Teórica. En este lugar tuve la oportunidad de establecer antes que una relación académica, un vínculo muy profundo que se ha convertido en una sólida amistad. Le agradezco el

enorme esfuerzo que en todo este tiempo realizó el Dr. Mario Casanueva quien en más de una ocasión me llevó de nuevo al redil y siempre me condujo hacia buen puerto con todo y que los tiempos no parecían tan claros. También les agradezco a la Dra. Violeta Aréchiga y el Dr. Maximiliano Martínez quienes estuvieron atentos a que mi investigación se centrara en lo que correspondía y no se convirtiera en un conjunto de anécdotas biológicas.

Gracias a los seminarios de Representación y Modelización del Conocimiento (Remo) y al de Filosofía de la Biología (PhiBio), ambos de la UAM Cuajimalpa en donde tuve una calurosa bienvenida y siempre fueron una fuente constante de reflexiones que la mayor parte de las veces me ayudaban a reconocer la importancia de compartir lo que estaba pensando. Ahí pude constatar lo que David Hull decía al respecto de la investigación. Parfraseándolo, comentaba que cualquier investigación exige un diálogo intenso con la realidad, pero más importante es el diálogo con otros investigadores. En dichos seminarios pude hacer eso realidad y descubrir el valor de las relaciones simbólicas en la investigación.

Dos miembros de dichos seminarios se convirtieron en mis sinodales y en generosos amigos. La Dra. Mariana Peimbert y el Dr. Fabrizio Guerrero quienes gracias a sus atinadas sugerencias se pudo enriquecer este trabajo.

Las sugerencias puntuales del Dr. Gustavo Caponi con respecto al problema de la especie y las del Dr. Álvaro Moreno sobre el problema del individuo fueron muy valiosas con todo y que de alguna manera yo haya decidido “echar al niño por la ventana con todo y el agua de la bañera”, aunque como decía Lynn Margulis, el problema sigue estando ahí. A ambos les estoy muy agradecido.

Finalmente, agradezco a mi familia, particularmente a Montse y Karol por la paciencia, el ánimo y el apoyo que siempre me han brindado. Mis hermanos Ricardo y Víctor Hugo, por el acompañamiento cercano y que siempre me señalaban de manera oportuna la luz al final del túnel.

Las relaciones simbólicas en ocasiones son demasiadas complejas para dar cuenta de todas ellas. En el caso de la rizósfera incluso es muy difícil separar la que corresponde a un árbol de otro. De la misma forma es difícil hacer la lista de todas las personas que de alguna forma han estado conmigo a lo largo de todo este tiempo. A todos ellos les estoy muy agradecido.

*Nos revelamos a nosotros mismos en las metáforas
que escogemos para representar el cosmos en miniatura.*

Stephen Jay Gould¹

*No tengo ninguna duda de que en realidad el futuro
será mucho más sorprendente que cualquier cosa que
pueda imaginar. Ahora mi propia sospecha es que el
Universo no sólo es más raro de lo que suponemos,
sino más extraño de lo que podemos suponer.*

John Burdon Sanderson Haldane²

¹ *Full House* (1996), p. 7.

² *Possible Worlds and Other Papers* (1927), p. 286.

Introducción

La naturaleza no dicta dualidades, trinidades, cuartiles ni ninguna base "objetiva" para las taxonomías humanas; la mayoría de nuestros esquemas elegidos y nuestro número designado de categorías, registran las opciones humanas de una cornucopia de posibilidades ofrecidas por la variación natural de un lugar a otro, y permitidas por la flexibilidad de nuestras capacidades mentales.³

Diversos y complejos, los fenómenos biológicos ocurren de diferentes formas; algunos son microscópicos, otros mesoscópicos; unos suceden dentro de objetos muy pequeños, otros, por el contrario, son planetarios; unos duran nanosegundos y otros millones de años. Tan enorme diversidad de fenómenos requiere de algún tipo de estructura que los organice y les dé sentido. Para ello se han planteado las Jerarquías Biológicas (JB) de niveles.

Si las JB se utilizan para integrar el conocimiento y darle determinado sentido; entonces, se puede preguntar: ¿cuál es el compromiso metafísico de los biólogos con ellas? ¿Hasta qué punto es posible establecer al menos un tipo de compromiso con los niveles o peldaños que integran las JB?

En los cursos generales de Biología y en los libros de texto, las JB se utilizan de manera constante; e incluso, en muchas ocasiones se parte de ellas como generadoras de la estructura del curso (ver por ejemplo: Audesirk & Audesirk, 1997; Curtis et al., 2008).

Las JB se ordenan por niveles donde se agrupan los objetos con base en su naturaleza y su tamaño. A su vez, cada nivel se estructura de forma que la unión de sus partes permite pasar al siguiente. Por tanto, si queremos entender el papel que juegan en las Ciencias Biológicas, deberíamos analizar los peldaños que las forman.

“La vida en la Tierra presenta niveles estructurales y jerárquicos, cada uno de los cuales se basa en el nivel previo y provee el fundamento del nivel superior” (Audesirk & Audesirk, 1997, p. 2). Existen por lo menos tres peldaños fundamentales para la integración de las Ciencias Biológicas: las categorías de individuo (organismo), población y especie. Este trabajo investiga el tipo de compromiso metafísico que dichas categorías exigen a las Ciencias Biológicas y su

³ Gould, S.J. (2003). *The Hedgehog, the Fox, and the Magister's Pox: Mending the Gap between Science and the Humanities.*, p. 82

funcionamiento como integradoras de teorías. Con esta finalidad, en el Capítulo 1 se lleva a cabo un mero repaso introductorio de las jerarquías biológicas de niveles: cómo se integran cuál es el papel que juegan en la docencia y en las explicaciones. A continuación, se plantean los argumentos del Grupo Interdisciplinario de Biología Evolutiva (*The Hierarchy Group*), encabezado por Niles Eldredge, que quizá sea el grupo que más ha trabajado las JB a la luz de los ámbitos ecológicos y evolutivos para demostrar su importancia como elemento integrador de las Ciencias Biológicas (Eldredge, 2008; Eldredge, 2014; Tëmkin & Eldredge, 2015; Salthe, 1985)

Este texto pretende mostrar que las JB no son fijas, sino que, por el contrario, no pueden estar determinadas, porque hay una gran cantidad de niveles que tampoco lo están “oficialmente”. Por ejemplo, se puede pasar de las moléculas a las células o de las moléculas a las biomoléculas (proteínas, polisacáridos...), a los agregados de biomoléculas o subestructuras celulares (cromosomas, ribosomas, membranas...), a las estructuras celulares (centriolos, undolipodios...), a los organelos (mitocondrias, cloroplastos...) y, finalmente, a las células.

Cualquier curso introductorio a las Ciencias Biológicas hace referencia, de manera muy importante, a los diferentes niveles que toma en cuenta tal jerarquía, sea que parta del análisis de los ecosistemas para dejar al final el análisis de la Biología Celular o que, de forma inversa, parta de las principales biomoléculas e integre todo al final en la estructura de los ecosistemas. Pero es a partir de la jerarquía de niveles que se lleva a cabo la integración de las explicaciones en Biología. Las caracterizaciones de un nivel permiten su integración en el siguiente. El problema es que hay organismos que o no caben o no hay forma de hacerlos entrar en las jerarquías. Es a partir de este problema que el trabajo se divide en dos grandes apartados: en la Primera parte (formada por los capítulos 2, 3 y 4), se exponen las características de grupos de organismos problemáticos para las JB. En la Segunda parte se analizan las categorías (niveles o peldaños) de organismo individual, población y especie.

En efecto, el Capítulo 2, que abre la Primera parte, plantea casos donde se dificulta decidir cuál es el organismo individual. En realidad, se trata de ejemplos que plantean formidables retos a los investigadores. Tenemos el caso del enorme hongo

o *humungous fungus* (*Armillaria solidipes*), que parece un problema de orden metodológico que podría resolverse con un adecuado desarrollo tecnológico; pero resulta que el inconveniente no es tan sencillo, en particular, porque se requiere considerar que el hongo participa de la micorriza de los árboles que parasita, y entonces no resulta claro cómo podría actuar la selección natural, o cómo se formaría una población de este tipo de organismos. Este fenómeno se repite con los corales, las gramíneas, muchos helechos, etcétera; y es peor cuando se toman en cuenta los ciclos de vida completos de estos organismos. Como se puede observar, no hay manera de decidir qué es un organismo (individuo) si tomamos en serio el conjunto de relaciones simbióticas que establecen.

Tradicionalmente, pareciera que los biólogos estudian la simbiosis como una anécdota, como algo que no debería de estar en la corriente principal de la investigación. Por el contrario, las relaciones simbióticas son una propiedad fundamental de la vida. No hay vida sin simbiosis, la cual se aborda en el Capítulo 3. Dichas relaciones pueden ser tan estrechas y profundas que desdibujan la individualidad de los organismos, poco a poco pierden autonomía y, en infinidad de casos, se hacen uno, sin que existan fronteras definidas, como en el caso de los líquenes o las mitocondrias.

Otros ejemplos son aquellos donde las relaciones simbióticas son muy complejas, y donde surge la pregunta sobre cuál ha de ser la unidad de selección: ¿es el árbol individual? No podría serlo porque hay que tomar en cuenta la micorriza y ésta puede conectar a muchos árboles entre sí, entonces, ¿qué lo es? ¿El bosque? ¿El ecosistema completo? Pareciera que se requiere plantar una nueva ontología que dé respuesta a este tipo de interrogantes. Lo importante es resaltar que las relaciones entre los organismos deberían de salir a escena cada vez que se discute qué es la vida, como una parte esencial.

En el Capítulo 4 se aborda el gran problema que plantean las biopelículas, y lo que se busca es generar preguntas sobre cómo trabajar con este tipo de organismos, ya que no responden a los requerimientos de la clasificación: no hay forma de incluirlos en ninguno de los niveles, ni en ninguna de las JB. Se enfatizan las complejas interacciones que presentan estos organismos, sean de la misma o de

diferente especie, en particular respecto a las señales de quorum o *quorum sensing* (QS).

Los *biofilms* se hallan mucho más distribuidos que los organismos planctónicos, y al parecer son muy importantes, lo cual parece sugerir que los metazoarios son meros recipientes de biopelículas. Lo anterior podría tener fuertes implicaciones sobre la identidad del ser humano. Con este tipo de ejemplos es posible mostrar que la vida es mucho más compleja de lo que algunos suponen. Debido a ello, en la segunda sección se discuten los peldaños, categorías o niveles más importantes de las JB, que son organismo-individual, población biológica y especie.

En el Capítulo 5 se expone que, en realidad, y a pesar de lo que parece, el concepto de organismo-individual ha cambiado mucho a lo largo del tiempo, ya que ha tenido significados muy distintos. Se exponen ejemplos históricos de lo que ha significado para diversos autores tanto el individuo como el organismo. Los esfuerzos para caracterizar qué es un organismo individual no resuelven la enorme cantidad de problemas que plantean los seres vivos, ya que parten de ontologías centradas en lo humano y en su percepción de lo que lo rodea. Esto tiene serias implicaciones, ya que en muchas ocasiones se justifica la centralidad de lo individual con base en la naturaleza humana; sin embargo, esto no refleja la diversidad de posibilidades de lo vivo y, desde esta perspectiva, el problema reside en nuestras jerarquías, no en los fenómenos a investigar. A partir de ello, es posible elaborar la crítica del concepto de individuo. Quizá se podría defender una postura que planteara que el organismo-individual existe desde la perspectiva metodológica, sólo para después integrarlo a otras categorías.

En el Capítulo 6 se exponen los fuertes problemas que tiene el concepto de población pues, aunque es central para la Ecología y la evolución, nunca adquirió la preponderancia ontológica que poseen las nociones de individuo o de especie. Asimismo, se exhiben los problemas metodológicos y dificultades metodológicas que ostenta dicho concepto. Particularmente, en lo que concierne al concepto de metapoblación y al papel que juegan tanto la dimensión espacial como el conjunto de individuos que la integran.

Mayr (1959) argumenta que la población debe de estar integrada por organismos individuales diferentes entre sí (pero, de la misma especie), a lo cual llama enfoque poblacional. De otra manera, la acción de la selección natural no tendría sentido. En contraposición, se encuentra el enfoque tipológico que, también según Mayr, asume que todos los integrantes de una población son idénticos. La discusión se centra en la importancia del enfoque poblacional para comprender qué es una población, ya que Hey (2011), por ejemplo, plantea que son muy diferentes el enfoque poblacional y la estructura de la población.

En el Capítulo 7 se discute la categoría de especie biológica. Si, como afirma Wilkins, hay $n+1$ definiciones de especies en una habitación con n número de biólogos, entonces, ya deberíamos aceptar que jamás tendremos una definición de especie. Si no existe una definición, la pregunta gira en torno al estatus ontológico de las especies. Porque, como asegura Caponi (2013): si no hay especies, no hay forma de entender la evolución. En muchos casos las definiciones adquieren peso a partir de su uso en el campo, es decir, por las decisiones metodológicas. El capítulo cierra con el planteamiento de los problemas que implica no tener una definición de especie concreta y lo que involucra, en particular en el caso de microorganismos y virus.

En el Capítulo 8 se expone que las categorías de organismo-individuo, población y especie no corresponden a clases de cosas en el mundo de los seres vivos. Por una parte, sus significados se relacionan con determinados contextos teóricos, sin que haya garantía de traducirlos sin pérdida de referencia y, por otra parte, no logran establecer una adecuada taxonomía de los seres vivos.

Tal vez no se pueda hablar de niveles en Biología, pero siempre podemos hablar de lo que capturamos con determinadas técnicas de identificación de entidades y determinación de funciones. Los resultados obtenidos mediante el empleo de aparatos y operaciones pueden servir a falta de mejores criterios. Los resultados de las técnicas de medición son más robustos que nuestros conceptos teóricos. Además, hay organismos que no es posible integrar a las JB, lo cual deriva de la incapacidad de establecerles fronteras concretas; y abre la puerta para preguntar cuál es la naturaleza de la vida.

Tenemos que generar una percepción diferente de la vida, quizá como un continuo, a partir de las relaciones que establece o a través de una jerarquía de procesos. Esto generará una serie de retos ontológicos, éticos y epistémicos, en los que se parta del hecho de que nos somos organismos individuales, sino quizás un continuo con la vida misma.

Capítulo 1. Las jerarquías biológicas y su importancia

Los naturalistas tratan de acomodar las especies de los géneros, y las familias de cada clase, en lo que se llama el Sistema Natural. Pero ¿qué se entiende por este sistema? Algunos autores lo consideran meramente como un esquema para ordenar juntos los objetos vivos más parecidos y para separar los que son más diferentes; o como un medio artificial para enunciar, tan brevemente como sea posible las proposiciones generales [...] La ingenuidad y la utilidad de este sistema son indiscutibles.⁴

La Biología ha echado mano de diversos tipos de jerarquías con el fin de describir y explicar muy diversos fenómenos. Este capítulo es una introducción a las jerarquías biológicas (JB), para trazar su papel como elemento fundamental en la integración del conocimiento; en el planteamiento de dominios complejos como los ecológicos; en la docencia de la Biología, y para abordar algunos de los problemas que plantea.

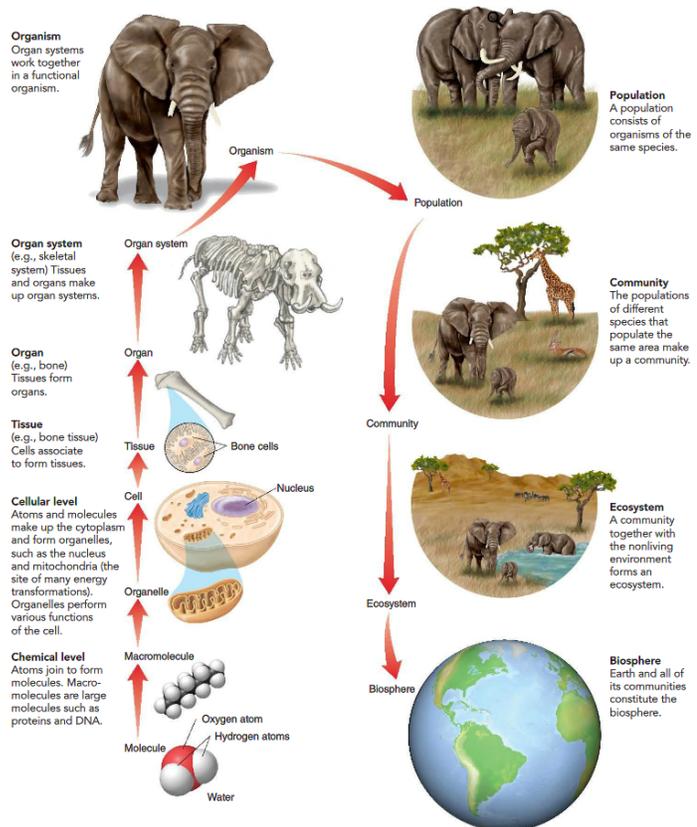


Figura 1.1. Jerarquía biológica: de las moléculas a la biosfera (tomado de: Solomon, Berg, & Martin, 2007).

⁴ Darwin, C. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. John Murray. London. (1859), pág. 359-360.

La palabra jerarquía, que proviene del griego, se atribuye a Pseudo Dionisio Areopagita (siglos V o VI) quien, al analizar el papel que juega el poder eclesiástico, lo denominó así, *ιεραρχία*, es decir, gobernado por religiosos o sacerdotes, y se refiere a la relación entre el obispo y sus subordinados. De tal forma que un cambio en la jerarquía equivale a la sucesión en el obispado de una determinada ciudad. Este sentido se mantiene en la actualidad, claro que aplicado también a otro tipo de instituciones o de esquemas (Hathaway, 1969, p. xxi a xxiii).

Biosphere	That part of Earth inhabited by living organisms; includes both the living and nonliving components	
Ecosystem	A community together with its nonliving surroundings	
Community	Two or more populations of different species living and interacting in the same area	
Species	Very similar, potentially interbreeding organisms	
Population	Members of one species inhabiting the same area	
Multicellular organism	An individual living thing composed of many cells	
Organ system	Two or more organs working together in the execution of a specific bodily function	
Organ	A structure usually composed of several tissue types that form a functional unit	
Tissue	A group of similar cells that perform a specific function	
Cell	The smallest unit of life	
Molecule	A combination of atoms	
Atom	The smallest particle of an element that retains the properties of that element	

Figura 1.2. Jerarquía biológica de niveles, de los átomos a la biósfera (tomado de: Audesirk y Audesirk, 1997, pág 2).

© 2011 Pearson Education, Inc.

1.1 Como elemento integrador del conocimiento

Cualquier curso introductorio a la Biología o a las Ciencias Naturales, antes incluso de plantear la pregunta fundamental de ¿qué es la vida?, establece —la mayoría de las veces con un compromiso ontológico enorme—, que la materia viva está “organizada” en una serie de niveles, generando una jerarquía donde los niveles se constituyen de lo más pequeño a lo más grande. Por ejemplo, se dice que en Biología el rango espacial abarca aproximadamente 16 órdenes de magnitud, desde

las moléculas más pequeñas, hasta la biósfera (Kohn, 1989)⁵. La forma en que se organiza dicha jerarquía depende del área y ventana temporal a la que se le quiera dar preeminencia, por lo que no hay solamente una, sino muchas jerarquías biológicas (las Figuras 1.1, 1.2 y 1.3 ejemplifican esto).

Las jerarquías biológicas (JB) de niveles⁶ se construyen a partir de la unión de los objetos del nivel inmediato anterior. Si las JB parten usualmente del átomo, como primer elemento, entonces el siguiente elemento será la molécula o la biomolécula. La unión de biomoléculas da origen a la célula, y así sucesivamente, hasta llegar a la biósfera, como el nivel que incluye todos los anteriores.

Figura 1.3. Esta jerarquía biológica muestra escalas temporales y espaciales y enfatiza los procesos de cada nivel, desde las moléculas, hasta el individuo (tomado de: <http://d1vn86fw4xmcz1.cloudfront.net/content/royptb/370/1668/20140171/F1.large.jpg>)



El planteamiento de las JB parecería universalmente aceptado, ya que los biólogos lo utilizan de manera amplia y consistente para llevar a cabo la integración del

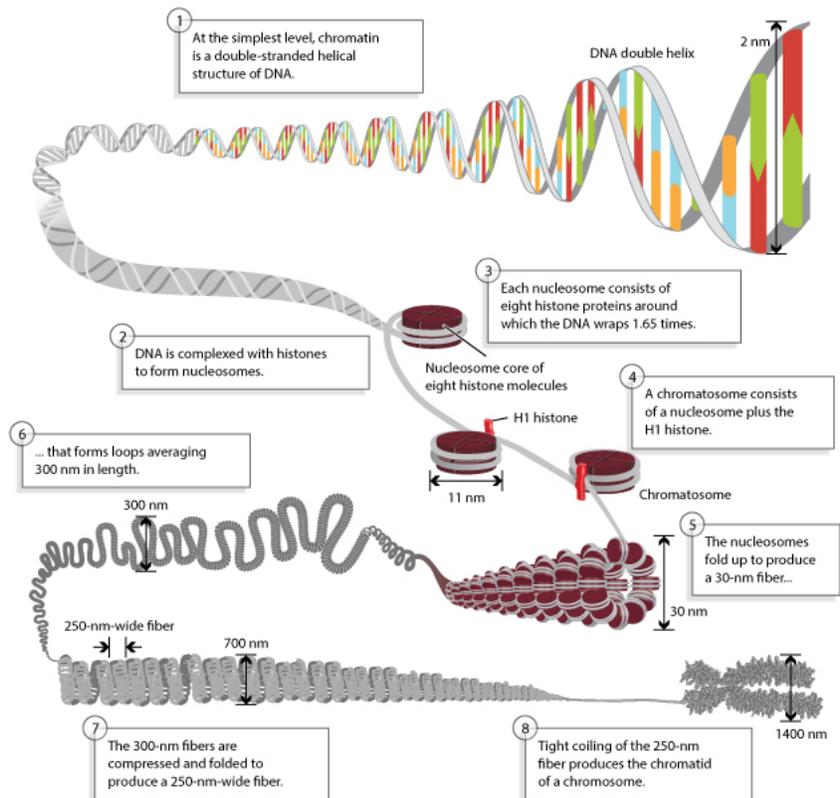
⁵ En las Ciencias Biológicas, la medición de los fenómenos a nivel temporal puede variar de unos cuantos nanosegundos, que es lo que corresponde al transporte de iones a través de canales, hasta el transcurso total de la evolución biológica, que abarcaría aproximadamente cuatro mil millones de años (Kohn, 1989).

⁶ Por supuesto que existen jerarquías de niveles en otras disciplinas y parten de diferente nivel. La Sociología parte del individuo y la Astronomía de las partículas subatómicas, cuyos análisis escapan a la intención de este trabajo.

conocimiento; y por lo tanto, podríamos afirmar que las JB son uno de los pilares más estructurados en los que se basan las Ciencias Biológicas y gran parte de las Ciencias Médicas como la Anatomía y la Fisiología.

De hecho, las JB se utilizan tan ampliamente que en muchas ocasiones algunos niveles de la jerarquía se subdividen formando otros subniveles. Por ejemplo, podemos pasar de las moléculas a las células, o de las moléculas a las biomoléculas (proteínas, polisacáridos, etc.), a los agregados de biomoléculas o subestructuras celulares (cromosomas, ribosomas, membranas, etc.), a las estructuras celulares (centriolos, undolipodios, etc.), a los organelos (mitocondrias, cloroplastos, etc.), y finalmente a las células.

Figura 1.4. Se muestran los niveles de organización del material genético de un eucariota (tomado de: Annunziato, 2008, pág 26).



En realidad, no existe ningún tipo de normatividad respecto a cuáles son los niveles de las JB. Por el contrario, la forma en la que se estructuran depende en realidad del área biológica en cuestión. Por ejemplo, si se realiza un análisis ecológico, lo usual es que las JB partan del individuo; en cambio, si se trata de discutir la fisiología humana, se parte del átomo, pero sólo se plantea hasta el individuo.

En el caso de la Genética, el primer nivel es un par de bases de DNA, lo que sigue es un triplete de bases o codón; después, una secuencia, gen, operón, familia de genes, genoma y acervo genético de la población. Lo anterior lo podemos encontrar para cualquier proceso o fenómeno de las Ciencias Biológicas. Podemos tener una reacción enzimática, un conjunto de ellas que forman un determinado proceso, luego, ciertos tipos de metabolismo, hasta alcanzar el metaboloma. Por ejemplo, la Figura 1.4 muestra cómo se ha organizado la jerarquía para describir la estructura del material genético de un cromosoma de eucariota. En este caso, se parte de ciertos niveles que se van uniendo de forma que se muestran desde las unidades elementales (DNA), hasta la estructura completa (cromosoma).

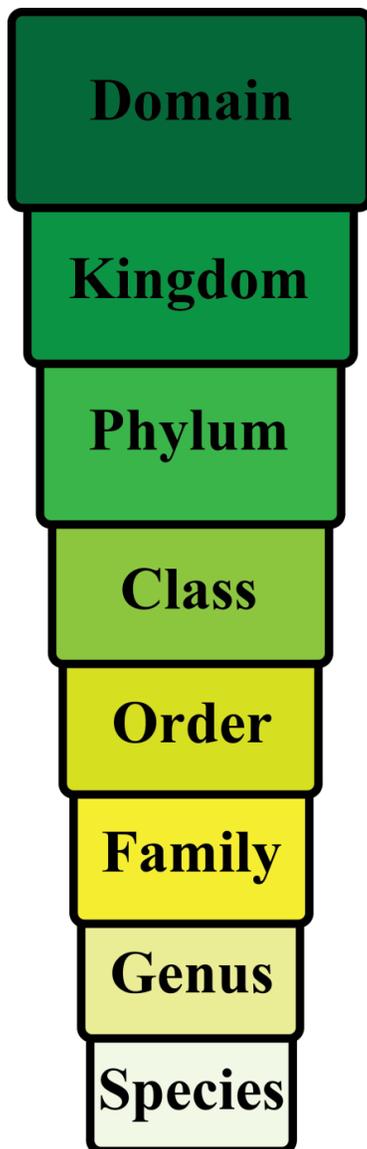


Figura 1.5. Se muestran los principales niveles taxonómicos: Dominio, Reino, Phylum o División, Clase, Orden, Familia, Género y Especie (tomado de http://study.com/cimages/multimages/16/Taxonomy_1.png).

Otro ejemplo donde es posible encontrar la JB es la Taxonomía. En este caso, la unidad fundamental es la especie, y entonces el conjunto de especies forman los géneros, que a su vez integran las familias, y así sucesivamente: se construyen los órdenes, las clases, los *phyla* o divisiones y los reinos, hasta llegar a los tres grandes dominios en que se plantea que se clasifican todos los seres vivos: Eukarya, Archaea y Bacteria (la Figura 1.5 muestra dichos niveles). En este caso, existen reglas precisas para construir cada categoría, pero no siempre es posible respetarlas, y hay muchas excepciones (como los virus; ver Capítulo 7); o grupos de organismos que no responden a este tipo de clasificaciones (como *Carsonella* y *Buchnera*; ver Capítulo 4). Toda la jerarquía taxonómica se halla sujeta a discusiones; y si la categoría de especie plantea enormes retos (ver Capítulo 7), no se diga el resto de ellas.

Las JB rigen en realidad la forma en la que se organiza casi todo el conocimiento biológico, lo cual exige un compromiso de corte metafísico. Es difícil encontrar libros de texto de Biología que no hagan referencia a las JB o que no estén organizados de manera que vayan desarrollando los diferentes niveles, aunque no hagan referencia alguna a las JB (ver, por ejemplo, Audesirk & Audesirk, 1997, Curtis et al., 2008). En los primeros capítulos se desarrolla lo concerniente a las moléculas, para pasar a las biomoléculas. Posteriormente, se describe la célula y sus procesos. A continuación, se explican los procesos genéticos, primero a nivel molecular, y después la Genética Mendeliana, para culminar con los procesos reproductivos. En este punto se lleva cabo un salto para desarrollar los procesos evolutivos, los procesos fisiológicos o las cuestiones de Taxonomía. Todo esto se integra al final del texto al hablar de la Ecología, la estructura de los ecosistemas y los problemas medioambientales, ya sea a nivel local o global. Esta forma de redactar los libros de texto, está generalizada a todas las disciplinas biológicas, como la Ecología, la Anatomía, la Fisiología, la Zoología, la Botánica, la Genética, etc. Con esto en mente, se podría decir que en realidad las JB juegan un papel casi normativo en la forma en la que se divulga el conocimiento de la disciplina.

Las JB nos muestran que la materia viva posee la capacidad de agregarse y dar origen a nuevos niveles en forma constante. Tales formas de agregación

permiten que las unidades que integran cada nivel se organicen y establezcan todo tipo de relaciones, lo cual facilita el surgimiento de propiedades emergentes. Pero esas propiedades emergentes no se pueden explicar sólo por la unión o suma de las partes del nivel inferior; es decir, la población es más que la suma de sus individuos, de la misma forma que la célula es más que la suma de las moléculas o partes que la integran. Se podría decir entonces que quizá la vida es una propiedad emergente de la unión de cierto tipo de elementos. La Biología se dedica a estudiar dichas propiedades emergentes y, sobre todo, a encontrar la forma en que se integran los bloques de un nivel para explicar lo que ocurre en el otro. Por tanto, las JB son lo que permite integrar el conocimiento en Biología. De ahí su importancia.

Por supuesto que cada una de las disciplinas se pregunta qué tipo de fenómenos ocurren en cada nivel, y si son exclusivos. En este sentido, ha sido muy importante discutir en qué nivel actúa la selección natural. Para algunos actúa en el nivel del gen; para otros, en el del individuo; y finalmente, para otros, en el nivel de las especies. Es lógico pensar que ocurre en diferentes niveles, y de muy diferentes formas; pero este tipo de problemas se abordarán aquí sólo de manera tangencial ya que desbordan la finalidad del estudio.

En muchas ocasiones, las JB se plantean de tal forma que pareciera que cada peldaño o nivel está formado por unidades claramente definibles, lo que genera un conjunto de fronteras claras, y a su vez podría sugerir que el conjunto de peldaños también es muy claro, así que tenemos una jerarquía de corte lineal muy precisa, como una escalera, perfectamente delimitada. En general, los estudiosos de las Ciencias Biológicas confían en que dicha escalera tiene una existencia real en la naturaleza porque así está organizado el mundo. Aunque la aseveración anterior requiere elaborar ciertos matices, en los capítulos 5, 6 y 7, se abordarán los aspectos ontológicos con respecto a algunos peldaños de las JB.

En realidad, las JB están lejos de ser jerarquías de carácter lineal, por el contrario, y desde diferentes teorías, es posible mostrar que, si bien la categoría de organismo individual podría ser el nivel integrador de los fenómenos en muchos niveles, cada teoría posee su propia jerarquía y sus propios niveles de explicación. Es decir, las JB dependen de la teoría de la que se parte y, por tanto, los peldaños o

niveles también, lo que origina que no tengan existencia independiente de las teorías; es decir, las JB se construyen a partir de la teoría biológica y no al revés.

1.2 Como condición de posibilidad para plantear determinados dominios teóricos

Una de las grandes exigencias a las Ciencias Biológicas es que las JB juegan un papel fundamental para estructurar e integrar explicaciones, por ejemplo, en Ecología y en algunas otras disciplinas.

Niles Eldredge encabeza un grupo de investigación que ha intentado analizar el papel que las JB juegan en las disciplinas biológicas. Su grupo ha planteado una forma sofisticada de las JB (ver la Figura 1.6) aduciendo que se trata en realidad de una teoría y no de un conjunto de categorías que utilizan otras teorías. Para ellos, las jerarquías son en realidad una composición de objetos naturales y artificiales, lo cual facilita los esquemas de clasificación de casi de cualquier cosa. Señalan que, en Biología, las JB, tienen muy diversos significados: desde descripciones taxonómicas hasta modelos que parten de la forma en que interactúan los sistemas vivos; y le dan especial atención al hecho de que la Teoría de la Evolución esté comprometida ontológicamente con la existencia de jerarquías anidadas, porque lo que hace esta teoría es explicar los fenómenos naturales en los sistemas de jerarquías reales (Tëmkin & Eldredge, 2015).

El Grupo de la Jerarquía (*The Hierarchy Group*, Eldredge et al., 2014) sólo se interesa en las jerarquías composicionales anidadas como principio estructural fundamental de los sistemas biológicos reales, y las define como patrones de relación entre entidades basadas en el principio de mayor inclusión:

Las entidades en un nivel están compuestas de partes de los niveles inferiores, y están a su vez anidadas dentro entidades más extensas. Los niveles son clases de dichas partes y totalidades, y representan la organización ordenada en el contexto de la escala. El rango del nivel es asignado de acuerdo a la escala de las entidades que tienen sus miembros (Tëmkin & Eldredge, 2015, p. 185).

De acuerdo con estos autores, la discontinuidad que se puede percibir entre un nivel y otro es producto de la naturaleza de las interacciones entre las entidades de un nivel dado y las entidades de otro nivel. Es decir, se presenta una asimetría

composicional, ya que la variación en los niveles inferiores es mucho menor que en los superiores. Argumentan que los dos procesos más importantes de la vida son la interacción, básicamente para la obtención de materia y energía, y la replicación, mediante la transmisión de información heredable. Esto permite distinguir entre dos tipos de entidades en los diferentes niveles: *interactores* y *replicadores*. Ambos fuertemente vinculados de manera causal, ya que “la supervivencia de los primeros es responsable de la propagación diferencial de los últimos” (Tëmkin & Eldredge, 2015, p 191). Proponen entonces un sistema dual de jerarquías en la que, por un lado, está la jerarquía económica o ecológica; y, por el otro, la genealógica o reproductiva (ver Figura 1.6).

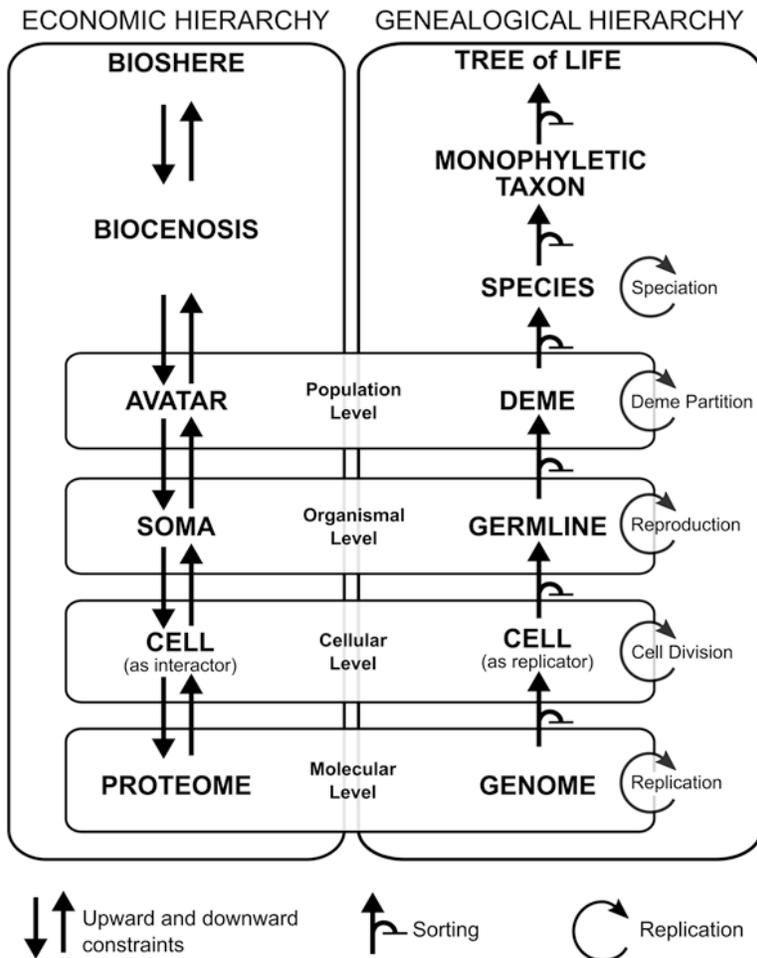


Figura 1.6 Jerarquía dual de sistemas composicionales anidados. Por un lado, está la jerarquía económica o ecológica en la que se lleva a cabo intercambio de materia y energía; por el otro, la jerarquía genealógica o reproductiva (tomado de Tëmkin & Eldredge, 2015, 192).

Lo sorprendente de esta propuesta es que parte de un enorme compromiso ontológico. Asume como real la existencia de cada categoría, sin aludir a algún tipo de problema en ellas. Esto se podría explicar por el uso de una gran cantidad de ejemplos con mamíferos, lo cual es una característica típica de los planteamientos de las JB; incluso las Figuras 1.1, 1.2 y 1.3 hacen alusión a mamíferos.

Ya veremos que mucho de lo que se discute con respecto a las JB se basa en mamíferos o, en el mejor de los casos, en metazoarios. No se involucran otros tipos de entidades orgánicas, como los organismos modulares (Capítulo 2), las biopelículas (Capítulo 4), y tampoco se atienden las relaciones simbióticas que juegan un papel primordial en la vida (Capítulo 3).

1.3 Como elemento didáctico

En la enseñanza de las ciencias biológicas, las JB juegan un papel fundamental. Muchos currículos de Biología, Ecología, Medicina y disciplinas similares, requieren que los estudiantes comprendan las JB como parte del material introductorio. Se parte de que, gracias a las JB, los estudiantes ubicarán en qué nivel ocurre cada fenómeno. Después, integrarán todos los fenómenos de un determinado nivel, para finalmente comprender cómo se integran los fenómenos en cada nivel y cómo se integran a lo largo de las JB. En el siguiente párrafo la distinción entre niveles es fundamental para comprender el papel que juegan las JB en este tipo de disciplinas.

Las reacciones [alérgicas] tipo I son las más comunes y tienen lugar pocos minutos después de que una persona, sensibilizada al alérgeno, se expone nuevamente a éste. En respuesta a una primera exposición a ciertos alérgenos, algunas personas producen anticuerpos IgE que se unen a la superficie de basófilos y mastocitos [...] Así, los basófilos y mastocitos responden con liberación de histamina, prostaglandinas, leucotrienos y cininas. En conjunto, estos mediadores inducen vasodilatación e incremento de la permeabilidad capilar, de la contracción muscular en las vías aéreas pulmonares y de la secreción de moco. Como resultado, la persona puede presentar una respuesta inflamatoria, con dificultad para respirar debido a la constricción de las vías aéreas e incremento en las secreciones de la nariz (Tortora & Derrickson, 2009, p. 843).

El texto explica cómo ciertas moléculas generan una respuesta del organismo individual a través de mecanismos de acción molecular, celular y tisular. El

estudiante debe tener claro que los alérgenos, la histamina, las prostaglandinas, los leucotrienos y las cininas pertenecen al nivel molecular; los mastocitos y los basófilos, al nivel celular; los capilares, los músculos y los vasos, al nivel tisular; las vías aéreas, al nivel de los órganos y, finalmente, se habla del organismo como un todo. Son las explicaciones características que, en las disciplinas biológicas, se apoyan en una ontología que implica el pretender que cada nivel existe completamente diferenciado de los demás, y que tiene una existencia real en el mundo; como si se tratara de una escalera con peldaños separados por fronteras definidas.

Sin embargo, muchas veces las JB se convierten en una abreviatura, o se asumen sin algún tipo de explicación, lo que no necesariamente ayuda a los estudiantes y complica de manera significativa sus procesos de aprendizaje. Además, a veces, se sugiere que los peldaños de las JB se construyen con base en la complejidad que pudieran tener las unidades que los conforman, como si los niveles más altos de la jerarquía fueran más complejos que los niveles inferiores. Pero, es muy difícil decidir si una célula es más compleja que un ecosistema. Esto claramente se decide a partir de la teoría que hace la comparación. Cada uno de los niveles posee sus propios grados de complejidad y también hay problemas cuando se intenta que las explicaciones de un nivel, tengan poder explicativo en otro.

En algunas disciplinas hay enormes problemas en la representación didáctica de las JB, ya que la forma en la que se representan los fenómenos no ayuda a que el estudiante reconozca cómo se integran los elementos en los diferentes niveles. Los estudiantes, al aproximarse a objetos que no les son familiares, dudan del lugar que les corresponde. Una enzima, un eritrocito, la glucosa o el almidón, la mitocondria, el ribosoma, la sinapsis, son objetos que los estudiantes deben colocar en el nivel correspondiente. Además, los procesos didácticos tampoco les ayudan mucho.⁷ Por ejemplo, cuando en Ecología se explica el flujo de la energía en un ecosistema terrestre, se está obligado a abordar el papel que juega la fotosíntesis. Pero la fotosíntesis se puede estudiar en diversos niveles: el molecular, el cloroplasto, las

⁷ Ver, por ejemplo: *Making sense of how life fits together - Bobbi Seleski* en <http://ed.ted.com/lessons/makin-g-sense-of-how-life-fits-together-bobbi-seleski>; también: Coldwater, 2013, *Levels of organization of life song*: <https://www.youtube.com/watch?v=q1PGPGXhycs>

células de las hojas de las plantas, los autótrofos; por lo cual se puede perder de vista que el nivel original de discusión es el ecosistema (Tirado Segura & López Trujillo, 1994).

También ocurre que un determinado fenómeno posee diferentes significados, dependiendo del nivel en el que ocurren, lo cual genera confusión. Lo ideal sería que se indicara en qué nivel se encuentra la discusión. Como ejemplo está la respiración, que se requiere aclarar a qué nivel ocurre: a nivel de orgánulos, de célula, de tejido, de órgano, del individuo e incluso del ecosistema. Otro fenómeno que ocurre en diversos niveles es la reproducción, ya que puede ser celular, tisular, individual e incluso poblacional (Menegaz & Mengascini, 2005).

Por otro lado, este tipo de conocimiento muchas veces se da por sentado en la educación media y superior, y es una de las causas de que a los estudiantes se les dificulte tanto comprender asignaturas tan complejas como Bioquímica, Fisiología e incluso Farmacología o Ecología.

1.4 Problemas en la jerarquía de niveles

1.4.1 *Grupos de organismos*

Desde la perspectiva que aquí se plantea, es muy difícil ubicar cualquier organismo en las JB. Con todo y que tradicionalmente es posible encontrar ejemplos de seres vivos representativos de cada nivel, en realidad, si uno trata de establecer de forma completa cómo es un organismo, resulta que las cosas se complican. Por ello es posible afirmar que, con todo y que juegan un papel fundamental en la Ciencias Biológicas, las JB no pueden tener existencia desde la perspectiva ontológica.

El punto donde se integran la mayor parte de las jerarquías es el de individuo. En él se lleva a cabo la mayor parte de los fenómenos y se integra lo que ocurre en otros niveles. Sin embargo, es muy difícil establecer qué es un individuo. No existe la posibilidad de hacerlo con claridad. De entrada, podemos decir, con base en los estudios del microbioma (ver Capítulo 3), que la noción de organismo individual desaparece y, por tanto, las JB comienzan a tener serios problemas.

En los Capítulos 2, 3 y 4 se expondrán las propiedades de organismos que no tienen cabida en las JB por diversas razones. Puede que sea muy difícil decidir cuál

es la unidad individual del organismo (como en las colonias o en las biopelículas); que haya problemas metodológicos para hacerlo; que no haya cómo establecer de qué especie o especies se trata, o simple y llanamente que no hay forma de ubicarlos en la jerarquía. Esto señala que se requiere reformular las JB para dar cabida a dichos organismos. La otra alternativa es asumir que las JB son un artefacto que nos ha permitido integrar más o menos algunos fenómenos biológicos, y que su estructura depende de la teoría que utilicemos en un momento dado para identificar un conjunto de organismos específicos. El conflicto surge cuando lo que se dice en determinada teoría no se aplica necesariamente en otra, por lo que si ambas se refieren a un organismo individual es muy probable que señalen cosas por completo distintas. Ambas teorías tendrían compromisos ontológicos diferentes.

1.4.2. *Transiciones evolutivas*

Otro problema que acusan las JB son las transiciones evolutivas que plantearon John Maynard Smith y Eörs Szathmáry originalmente en 1995. Afirman, de manera especulativa, cómo podrían haber ocurrido el conjunto de eventos que dieron origen a diferentes procesos o estructuras de los seres vivos. Los eventos que intenta explicar esta propuesta se encuentran listados en la Tabla 1.1 (Maynard Smith & Szathmáry, 1995), la cual supone que la forma en que se procesa la información es lo que varía de un nivel a otro. Parece que lo que está en juego es la formación de nuevos niveles en las JB.

Tabla 1.1. Las transiciones más grandes en la evolución (Maynard Smith & Szathmáry, 1995)		
	Origen	Resultado
1	Moléculas replicantes	→ Poblaciones de molécula en cromosomas
2	Replicadores independientes	→ Cromosomas
3	RNA como gene y enzima	→ DNA + proteína (código genético)
4	Procariotas	→ Eucariotas
5	Clones asexuados	→ Poblaciones con reproducción sexual
6	Protistas	→ Animales, plantas, hongos (diferenciación celular)
7	Individuos solitarios	→ Colonias (castas no reproductivas)
8	Sociedades de primates	→ Sociedades humanas (lenguaje)

Suponemos que algunos de estos eventos ocurrieron a partir de las evidencias de los seres vivos actuales: por ejemplo, las transiciones 1, 2 y 3 aún son fuente de especulación. La transición planteada en el número 4 permitió el surgimiento de los organismos eucariotas. Tal transición es seguramente el resultado de una serie de relaciones simbióticas muy similares a las que se plantean en el Capítulo 3, particularmente en el caso de *Pelomixa palustris*. El problema en este caso es que dicha transición escapa por completo de las JB. Tradicionalmente, se asume que, en el nivel celular, las células procariotas y las células eucariotas son equivalentes, cuando en realidad ambas son muy diferentes. Además, el núcleo, el citoplasma, la mitocondria o el cloroplasto de las células eucariotas se originaron a partir de células procariotas. Podríamos decir que en este caso debería de plantearse algún tipo de nivel diferente, cosa que no ocurre.

La transición 6, a la diferenciación celular es una de las más estudiadas, en particular, porque en las algas verdes hay una serie de organismos que parecen ejemplos de dicha transición. Las algas verdes del grupo de las volvocales aparecieron hace unos 220 millones de años (ver Figura 1.7). Por un lado, se tiene a *Chlamydomonas reinhardtii*, y por el otro a *Volvox carteri* que aparecen como los extremos de un continuo donde es posible encontrar una serie de organismos que se podrían llamar de transición. Estos organismos evolucionan de organismos unicelulares, como en *Chlamydomonas*, hasta *Volvox*, que puede llegar a tener hasta treinta mil células, y se organizan colonialmente en agregados simples, hojas curvadas o planas, hasta esferoides, con o sin células diferenciadas (Herron, 2009).

Los genomas de *Chlamydomonas reinhardtii* y *Volvox carteri* son muy similares, aunque ambas especies evolucionaron de manera independiente en los últimos 200 millones de años. Las diferencias entre ambas especies radican, por ejemplo, en los genes que produce la matriz extracelular de *Volvox*, que llega a ser hasta 99 por ciento del volumen de la colonia, y que juega roles fundamentales tanto en la orientación de las células como en la inducción sexual (Herron & Michod, 2008). Es importante subrayar que *Chlamydomonas* es un organismo unicelular mientras que *Volvox* evolucionó en un organismo multicelular que posee células

especializadas, con un modelo de desarrollo complejo y que posee un alto grado de coordinación entre sus células.

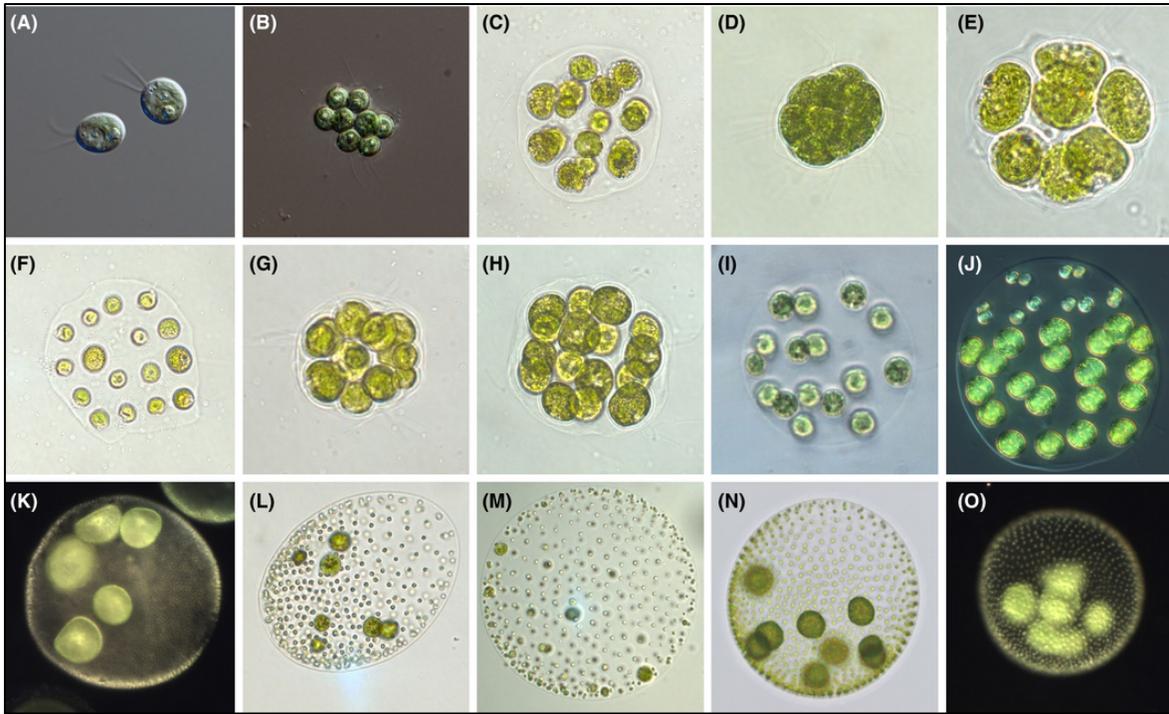
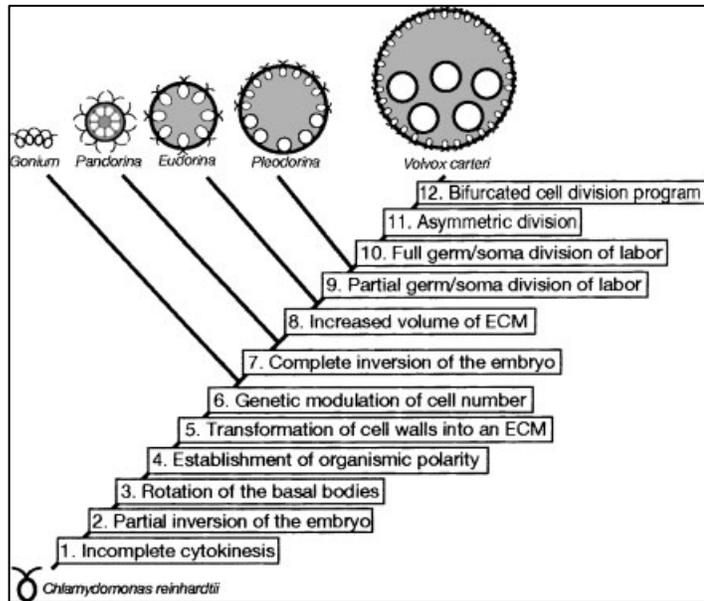


Figura 1.7. Ejemplos de algas de especies de las volvocales. (A) *Chlamydomonas reinhardtii* (B) *Gonium pectorale* (C) *Astrephomene gubernaculiferum* (D) *Pandorina morum* (E) *Volvulina compacta* (F) *Platydorina caudata* (G) *Yamagishiella unicocca* (H) *Colemanosphaera charkowiensis* (I) *Eudorina elegans* (J) *Pleodorina starrii* (K) *Volvox barberi* (L) *Volvox ovalis* (M) *Volvox gigas* (N) *Volvox aureus* (O) *Volvox carteri* (tomado de: Herron, 2016).

La mayor parte de las discusiones con respecto a esta transición evolutiva giran en torno a la forma en que se llevó a cabo la integración de los procesos involucrados en el desarrollo de *Volvox*; es decir, cómo surgieron estos procesos a lo largo de 200 millones de años, (Herron, Hackett, Aylward, & Michod, 2009). Se cree que se debió llevar a cabo una serie de pasos a través de los cuales *Chlamydomonas* evolucionó hacia *Volvox*, mismos que se encuentran en la Tabla 1.2 y en la Figura 1.8 (Kirk, 2005). Lo que podemos apreciar es que hay una gran cantidad de especies que podríamos decir que son la transición entre *Chlamydomonas* y *Volvox*, los cuales no tendrían lugar en las JB. Por ejemplo, *Volvox* no es un organismo unicelular ni pluricelular. Está formado por células, pero no tiene tejidos. El problema se agudiza mucho más con aparentes intermediarios como *Gonium pectorale*, *Pandorina*

morum, *Eudorina elegans* y *Pleodorina starii*. Como podemos observar, las transiciones evolutivas se convierten en un problema fuerte para las JB.

Figura 1.8. Los doce pasos en la evolución de *Volvox carteri*, desde un ancestro del tipo de *C. reinhardtii*; ver Tabla 1.2 (tomado de Kirk, 2005).



Uno de los elementos que usualmente se deja fuera de este tipo de análisis es el papel que juegan las relaciones entre los individuos. No se trata de que las unidades individuales se sumen sólo de forma aritmética; por el contrario, es a partir de las relaciones que se establecen. Por ejemplo, entre las unidades celulares de *Chlamydomonas*, pueden llegar a formarse consorcios que después se convierten en un nuevo nivel.

Las relaciones de cooperación entre los individuos son particularmente importantes. De esta forma, si los integrantes de *Chlamydomonas* no se separan y permanecen unidos después de la citocinesis, podrán tener mucha mayor movilidad y escapar más fácilmente de los depredadores, o alcanzar otros hábitats. La cooperación es fundamental porque en realidad hay una transferencia de adecuación desde el individuo hasta el grupo, hasta lograr el desarrollo de un nuevo individuo (Michod & Herron, 2006).

1	Citocinesis incompleta	Fisión binaria en la que los organismos no terminan por separarse completamente.
2	Inversión del embrión incompleta	Las células tienen sus flagelos apicales hacia el interior, y se reordenan para que queden hacia el exterior.
3	Rotación de los cuerpos basales	Los cuerpos basales de los flagelos de las células que quedan en el interior de la superficie cóncava presentan una rotación de 180°.
4	Establecimiento de la polaridad del organismo	La rotación de los cuerpos basales da origen a la polaridad del organismo, lo que facilita la formación de la mancha ocular.
5	Transformación de las paredes celulares en una matriz extracelular	Las paredes extracelulares de algunas células se modifican para formar la matriz extracelular.
6	Modulación genética del número de células	Aunque en general tanto el tamaño de la célula madre como el medio ambiente imponen el tamaño de la colonia, en el caso de <i>Vo/vox</i> , el número de células se establece por la activación de ciertos genes (<i>mat3</i>).
7	Inversión completa del embrión	Las células se reordenan para formar un esferoide con las células densamente empacadas de tal forma que todos los flagelos quedan hacia la parte externa del esferoide.
8	Incremento en el volumen de la matriz extracelular	A mayor tamaño de la colonia el crecimiento de la matriz extracelular aumenta de forma exponencial.
9	División del trabajo incompleta	Especialización y división del trabajo celular que puede ser reversible
10	División del trabajo completa	Especialización y división del trabajo celular que es mediada genéticamente (<i>regA</i> y <i>lag</i>).
11	División asimétrica	La división celular asimétrica establece el tipo de especialización celular involucrada.
12	Bifurcación del programa de división celular	Acoplada con la división asimétrica, la especialización celular genera destinos diferentes para cada célula.

Es muy probable que la transición evolutiva de la unicelularidad a la pluricelularidad haya ocurrido de forma independiente en varias ocasiones, para dar origen a cada uno de los grupos de organismos pluricelulares, como son hongos, plantas, animales y algunos grupos de algas (verdes, rojas y pardas). Lo interesante de esto es que se inicia con un organismo individual, como *Chlamydomonas* y, a partir de los pasos enumerados, se forman agregados de estos individuos hasta llegar a un organismo pluricelular, del que también podemos decir que es un organismo individual. En el proceso de transición seguramente encontraremos ejemplos, como *Volvox* que, si bien no alcanza el apelativo de pluricelular, presenta división del trabajo, cierto grado de especialización y también funciona como un individuo. Y lo mismo podemos decir

de cada uno de los géneros citados en la Figura 1.7. Por tanto, la noción de individuo debería, ya de por sí, tener diferentes acepciones.

Estos son sólo algunos de los problemas que presentan las JB. A continuación, la tesis se divide en dos grandes apartados: en la Primera parte se expondrán las características y propiedades de algunos seres vivos que son un verdadero reto para las JB. En la Segunda parte, a partir de lo discutido, se analizan las categorías de organismo-individual, población y especie como ejemplos de escalones o niveles con muchos problemas. Cada uno de ellos juega un papel fundamental en los procesos evolutivos y ecológicos; los tres son necesarios para la generación, el destino y la conservación del cambio genético (Eldredge, 2015).

**Primera Parte. Una escalera ontológica con huecos,
peldaños irregulares y peldaños sobrantes por fuera de la
escalera**

Capítulo 2. Problemas en la jerarquía de niveles: organismos gigantes, coloniales y modulares

El más exquisito de todos los instintos conocidos, el de la colmena, puede explicarse por la selección natural, la cual se ha aprovechado de numerosas, sucesivas y ligeras modificaciones de los instintos más simples.⁸

Las jerarquías biológicas (JB) de niveles no responden al hecho de que haya organismos que no se integran a ninguno de sus peldaños, cuando no es posible decidir si se trata de un organismo individual o de varios, si se trata de una especie o de varias, o de saber cómo se forman las poblaciones. Pareciera que muchos de estos organismos son excepciones, pero en realidad conforman los grupos más grandes de seres vivos del planeta. Y es que la mayoría de las JB se construyen con base en metazoarios o en mamíferos, que son los más ilustres para nosotros, pero no necesariamente los más importantes en la Naturaleza.

En este capítulo se abordan organismos o conjuntos, de los que resulta difícil decidir qué es un individuo, sea por la forma en que están integrados, formando colonias o agregados, sea porque existen limitaciones metodológicas para establecerlo.

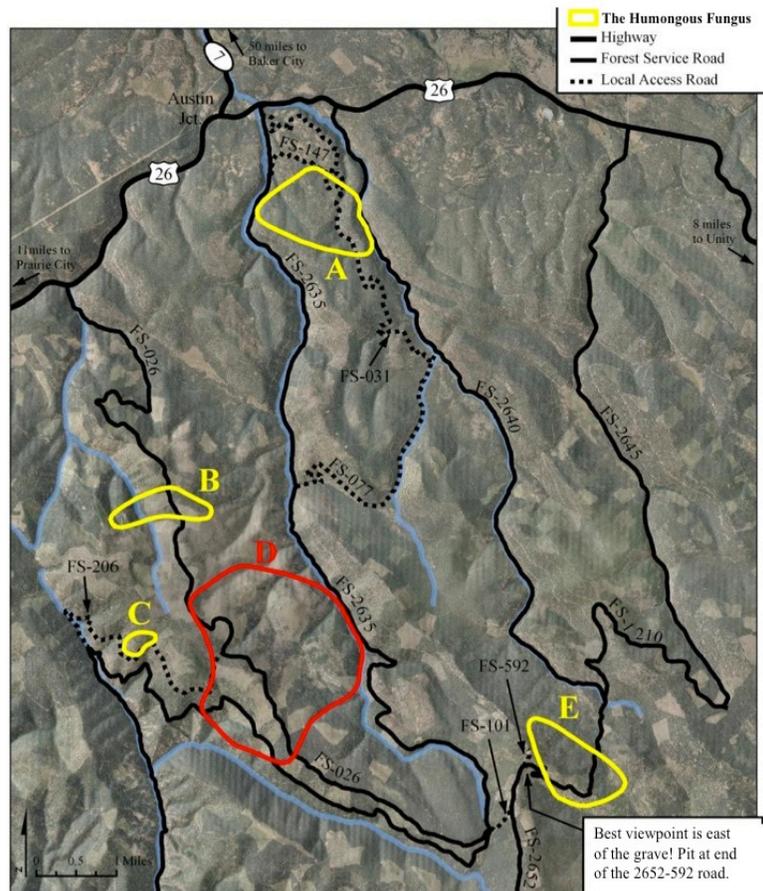


Figura 2.1. *Armillaria solidipes*. Cuerpos fructíferos (tomado de: http://www.mycobel.be/photomyco/armillaria_ostoyae_%28yd%29_7520.jpg).

⁸ Darwin, C. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. John Murray. London. (1859), pág. 235.

Uno de estos es el sorprendente hongo gigante *Armillaria solidipes* (Figura 2.1.), que ocupa vastas extensiones de terreno de forma subterránea, por lo que sólo el análisis genético indica si se trata del mismo organismo, lo cual desata aún fuertes discusiones. Se plantea la interrogante de si *Physalia physalis* es un organismo formado por varios integrantes o si, por el contrario, se trata de un solo individuo, el cuál es un excelente ejemplo de organismos coloniales. Después, se discute el tema de los superorganismos, constituidos por individuos, como las abejas, las hormigas y las termitas. Finaliza este capítulo con la discusión de los organismos modulares.

Figura 2.2. Mapa de ubicación de los individuos (genetes) de *Armillaria ostoyae* en el Malheur National Forest, Oregon. Aparecen encerrados en los contornos amarillos (A, B, C, E) y rojo (D), que es el más grande. Las flechas indican los mejores sitios de observación (tomado de Schmitt & Tatum, 2008).



2.1 Organismos gigantes sin fronteras definidas: *Armillaria solidipes*

Un caso paradigmático de organismo con problemas de clasificación, *Armillaria solidipes* (antes *A. ostoyae*; ver Figura 2.1), es el más grande y longevo del mundo: un hongo basidiomicete que crece en el subsuelo y tiene la capacidad de infectar las raíces de los árboles. En las Montañas Azules del este de Oregon, Estados Unidos, se encontró un espécimen que, con un radio aproximado de 3810 m, cubre un área

de unos 10 km² y pesa más de 600 toneladas; y cuya edad se calcula en unos 2400 años, pero podría tener 8650 (ver Figura 2.2; Casselman, 2007).

Se han hecho diversos estudios genéticos para verificar si el mismo hongo se reconoce como un individuo extraño; pero, al parecer, se trata de un solo individuo o genete, y sólo de ésta forma es que los investigadores forestales pueden determinar sus fronteras (Worral, Sullivan, Harrington, & Steimel, 2004; Baumgartner, Coetzee, & Hoffmeister, 2011).

Lo sorprendente, en el caso de *Armillaria solidipes* es que es un hongo subterráneo, de manera que lo único que sobresale del suelo son sus cuerpos fructíferos, siendo quizás el organismo más grande y longevo que existe. Es fácil que los naturalistas aficionados asuman que el hongo individual corresponde al cuerpo fructífero. Por tanto, lo que aparece en la Figura 2.1 son los cuerpos fructíferos de una porción muy pequeña del hongo, pero no hongos individuales. En este caso, es claro que se requieren técnicas especializadas para determinar las fronteras del organismo individual, por lo que la discusión no es tanto ontológica, sino metodológica.

2.2 Organismos coloniales: *Physalia physalis*

Physalia physalis, o fragata portuguesa, es un organismo en forma de vejiga que flota en el mar y de la que cuelgan una serie de tentáculos (ver Figura 2.3). Característico de los mares tropicales, *Physalia physalis* es un animal que se clasifica dentro del *phylum* Cnidaria. Reciben este nombre porque utilizan una serie de células especializadas para inyectar veneno a los organismos de los que se alimentan.

Physalia physalis es un organismo formado por otros; es decir, se trata de un organismo que funciona como una colonia donde los individuos están especializados para llevar a cabo cuatro importantes funciones. Los individuos se pueden clasificar en: a) gonozoides, que son los que se dedican a la reproducción; b) gastrozoides, encargados de cazar y distribuir el alimento en una cavidad gastrovascular que alimenta a toda la colonia; c) neumatóforo, que es una bolsa de aire para que la colonia flote en el mar y utilice las corrientes del viento para desplazarse; y,

finalmente, d) dactilozoides que, a manera de falsos tentáculos, se cubren de células urticantes con el fin de cazar y defenderse. Por tanto, una de las características importantes de éste organismo colonial es que lleva a cabo una división del trabajo entre sus integrantes (Moore, 2006).

Physalia physalis se reproduce en el otoño. Se trata de un organismo dioico; es decir, que existen colonias que sólo producen óvulos y otras que sólo producen espermatozoides. Estas células producen los gonóforos que se encuentran en los gonozoides. La fertilización es externa y ocurre cuando se liberan óvulos y espermias al mar, dando origen a una célula que se convierte en una larva, la que a su vez se divide rápidamente para generar más individuos como ella, hasta formar la colonia. Después, se lleva a cabo la diferenciación de cada tipo de integrante, generando los diferentes tipos de individuos: gonozoides, dactilozoides, gastrozoides y aquél que dará origen al neumatóforo (Niemi, 2006).

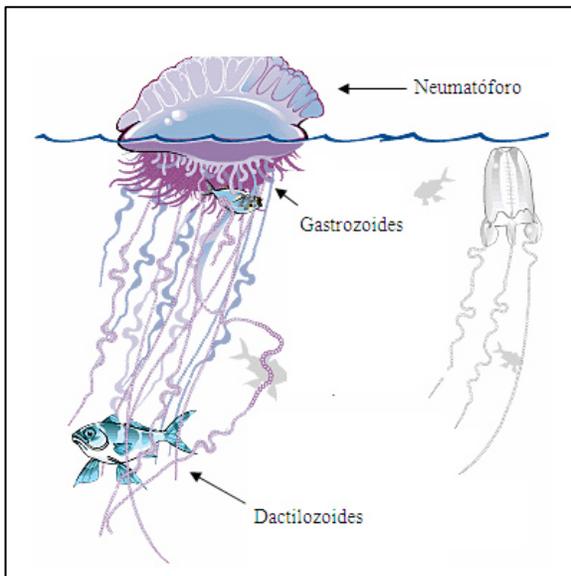


Figura 2.3. *Physalia physalis* o fragata portuguesa. Se señalan el neumatóforo, los gastrozoides y los dactilozoides (tomado de: <http://blogueiros.axena.org/2011/03/16/mi-hogar-la-superficie-del-mar-carabela-portuguesa-physalia-physalis/>).

Physalia physalis está formado por una serie de individuos que tienen la capacidad de reproducirse de manera más o menos independiente de forma asexual; pero como colonia se reproduce sexualmente. Por tanto, no queda claro cuál es el individuo: si es cada una de las estructuras individuales que la integran o la colonia como un todo. La fragata portuguesa posee una gran importancia médica, pues con sus tentáculos inyecta veneno a los bañistas de muchas de las playas australianas,

ocasionándoles fuertes problemas de salud. En este caso, muy claramente el individuo es la colonia como un todo.



Figura 2.4. *Physalia physalis*
(tomado de: <https://bozanstvenabiologia.wordpress.com/2011/11/07/>).

Así que la forma de percibir al organismo depende de las circunstancias. Si se trata de reproducción asexual, hay varios tipos de organismos en la colonia; por el contrario, si se habla de la reproducción sexual o de problemas de salud, el organismo es la suma de todos los individuos. En este caso, el compromiso ontológico depende de la perspectiva epistémica que se tenga.

2.3 Los superorganismos

Las JB también presentan otro tipo de problemas. ¿Qué pasa con aquellos organismos, en particular insectos, que son gregarios? Si se define a un individuo con base en su capacidad para reproducirse sexualmente, entonces un panal o un hormiguero serían un organismo individual. El hormiguero o el panal tienen reproducción sexual a través de los machos y la hembra, la reina; pero, ¿qué pasa con el resto de la población de organismos que habitan el panal o el hormiguero? Por anti-intuitivo que parezca, en el caso de abejas y hormigas, si se piensa en un individuo, lo usual es que se piense en un organismo individual, en una abeja, o en una hormiga. Se dice, por ejemplo, me picó una abeja. Pero, de acuerdo con la definición anterior, no se trata de organismos individuales, porque una abeja no se reproduce sexualmente. La colonia es “quien lo hace”. Por ello, el entomólogo y

mirmecólogo William Norton Wheeler (1865-1937) les concedió un nuevo estatus a los insectos gregarios, al sugerir que se trataba de superorganismos en 1911 (Tautz, 2008).

A lo largo del siglo XX, se mantuvo la discusión sobre la existencia de los superorganismos, pues algunos autores argumentan que no es posible hablar de ellos desde un punto de vista evolutivo; en cambio, se puede observar selección estricta de individuos que luchan por pasar sus genes a la siguiente generación, aunque ellos mismos no lo hagan (como las abejas y las hormigas obreras). Thomas Seeley (1985, p. 7) asegura que no ha podido observar algo que demuestre un proceso de selección de la colonia por encima de los intereses individuales.

La noción de superorganismo se vio mediada también por una serie de influencias que no provenían necesariamente del ámbito académico. Para muchos legos se convirtió en una metáfora poética que se podía utilizar indiscriminadamente, ya que se podía aplicar a la atmósfera o una comunidad biótica. Para aclarar estas discusiones, en la década de los ochenta del siglo pasado, Wilson & Sober (1989) “resucitan al bien intencionado monstruo del doctor Frankenstein” y definen el superorganismo como “una colección de un solo tipo de creaturas que juntas poseen la organización funcional implícita en la definición formal de organismo” (p. 339).

Los ejemplos característicos de superorganismos son insectos, pero dicha concepción ha tratado de aplicarse a todo tipo de organismos, incluyendo al ser humano, cuando se refieren a sus interacciones con el microbioma (Kramer & Bressan, 2015). Otro ejemplo es *Dictyostelium discoideum*, un hongo mucilaginoso en el que, bajo ciertas condiciones, se reúnen amibas unicelulares, forman un cuerpo fructífero y generan un esporangio, para llevar a cabo el proceso de dispersión.

También se han llamado superorganismos a los conjuntos multiespecíficos de organismos foréticos. Cuando en la naturaleza hay carroña, estiércol o madera pudriéndose, insectos altamente especializados aprovechan para dar cuenta de ellos rápidamente. Muchos de estos insectos transportan hongos, nemátodos, bacterias y otros organismos que aprovechan estos recursos (Wilson & Sober, 1989).

Una importante discusión plantea cómo actúa la selección natural al respecto de los superorganismos. Para algunos autores, no actuaría sobre cada uno de los

individuos, sino más bien se trataría de una selección de grupo, sobre todo por la enorme capacidad de resiliencia que poseen los insectos gregarios (Detrain & Deneubourg, 2006; Reeve & Hölldobler, 2007; Hölldobler & Wilson, 2009; Haber, 2013; Straub et al., 2015). A continuación, se exponen algunas características de algunos insectos que en realidad forman superorganismos.

2.3.1 Hormigas y abejas

El grupo (orden) de los himenópteros es el más extenso quizá de todo el mundo animal. Incluye hormigas, avispas, abejorros y abejas, con un total cercano a las 200 mil especies. Este grupo de organismos recibe su nombre de las alas que parecen membranas muy delicadas. Quizá se trate del grupo con mayor desarrollo del sistema nervioso. Algunos de los Himenópteros viven en forma solitaria, pero muchos de ellos han desarrollado la capacidad de construir nidos en forma colectiva dando origen a estructuras sociales en donde los individuos pueden ser iguales, muy similares, o estar distribuidos en castas: reinas, machos, obreras y soldados, estos dos últimos, estériles. El grupo de los Himenópteros que presentan organización social (es un grupo monofilético), que recibe el nombre de suborden Apocrita y se refiere a que el órgano ovopositor de las hembras se ha convertido en un aguijón. Agrupa a las avispas, las abejas y las hormigas (Domingo, 1997, Zool II; p. 246-255).

Entre las razones para considerar superorganismos a un panal o a un hormiguero, sobresalen las del apicultor alemán Johannes Mehring (1815-1878), quien le concedía a una colmena el estatus de animal vertebrado: las obreras son los órganos necesarios para el mantenimiento y la digestión, mientras que los zánganos y la reina, los órganos masculino y femenino. Tal integración la llevó a cabo porque consideraba a la colonia como un todo indivisible, integrado en forma de un organismo individual (Seeley, 1995).

La familia de los Ápidos melíferos o abejas, está formado por nueve especies y todos sus miembros son alados. Se alimentan de un líquido que producen a partir de su propia saliva, polen y néctar. La hembra fértil (reina) de estos grupos llega a vivir varios años y pone entre dos mil y tres mil huevos al año. Construyen su nido a partir de cera que ellas producen en un diseño de celdas hexagonales (Domingo,

1997, Zool II; p. 272-276). Al igual que entre las hormigas, la comunicación entre los individuos de la colonia resulta esencial para indicar dónde se encuentran las fuentes de alimento, los posibles enemigos, y las variaciones climáticas.⁹ Este tipo de comunicación es muy importante, y es lo que hace que el panal responda como un todo a las condiciones del medio.

La forma en la que se organizan las abejas (y al parecer todos los insectos sociales), no es alrededor de un líder. Es decir, no se trata de una organización centralizada en la reina, por ejemplo. Al contrario, la administración de las necesidades de la colonia depende de las acciones que lleven a cabo cada uno de los individuos del panal, a partir de pequeños encuentros en los que efectúan un constante intercambio de información. No hay una organización jerarquizada. En realidad, las abejas sólo responden fisiológicamente a su propio contexto, y con base en ello toma sus propias “decisiones” (Seeley, 1995).

Es importante señalar que, dentro de una colonia, cada abeja muestra algo que los investigadores llaman “personalidad”, la cual depende del tipo de relaciones que establece. De esta forma, las hay trabajadoras (muchos viajes en búsqueda de comida, unos diez por día), flojas o mediocres (pocos viajes, unos tres por día), buscadoras de afecto, etcétera. Aunque estas diferencias son pequeñas, quizá sean producto de la forma en la que se organizan, ya que cuando encuentran una importante fuente de alimento pueden movilizar hasta la tercera parte de la población de la colonia; es decir, las flojas o mediocres intensifican su labor (Tautz, 2008, p. 6).

La principal comunicación entre las abejas se da a partir de lo que Karl von Frisch llamó “la danza de las abejas” (von Frisch, 1973). Tal danza o meneo de una abeja (que agita el abdomen hasta quince veces por segundo, con una trayectoria en forma de “ocho”), indica la ubicación —con respecto al Sol— y la distancia de una fuente de alimento. Sin embargo, no es suficiente. La abeja se comunica también mediante el olor de las flores que visitó mezclado a sus propias feromonas y con los movimientos específicos de sus antenas. También utiliza su musculatura torácica

⁹ Todo esto no dejaría de ser un conjunto de anécdotas, a no ser por su importancia como agentes polinizadores. La tercera parte de la producción de alimentos en los Estados Unidos, por ejemplo, depende de las abejas (Rosner, 2013).

para generar vibraciones que oscilan entre 230 y 270 por segundo (l'Anson Price & Grüter, 2015).

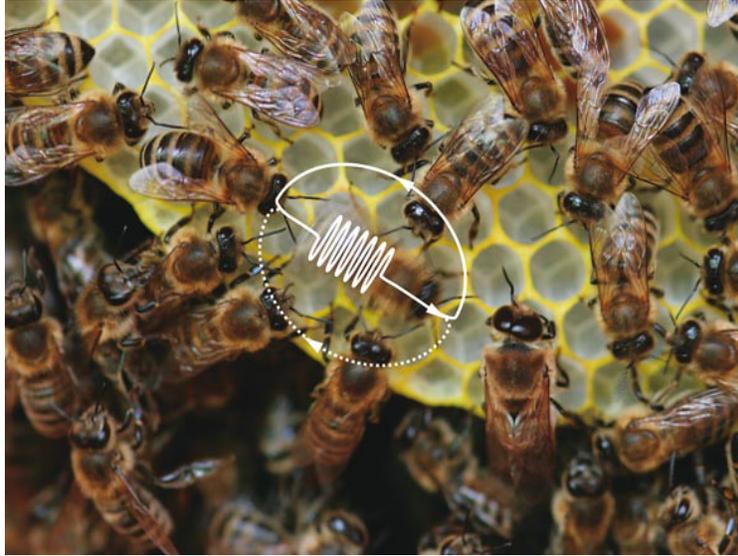


Figura 2.5. La danza de las abejas en forma de ocho indica la posición de fuentes de alimento. La orientación de la danza y la longitud de las asas varían según tal localización (tomado de Tautz, J. 2008, p. 95).

El panal es en cierta forma parte de las abejas; por lo que la noción de superorganismo adquiere significado. Para algunos autores, el panal cumple funciones de esqueleto, órgano sensorial, sistema nervioso, almacén de memoria y sistema inmune (Moritz & Southwick, 1992; Hölldobler & Wilson, 2009). El panal se construye a partir de la cera que las abejas producen en su abdomen y a la que incrementan la temperatura hasta 43°C, lo cual la hace completamente maleable.

En el centro del panal, usualmente se encuentran las crías, tanto larvas como pupas y en la periferia la miel y el polen almacenado. Un panal produce 300 kilos de miel y recolecta hasta treinta kilos de polen a través de más de siete millones de excursiones; es decir, de unos veinte millones de km recorridos.¹⁰ La miel que produce se mantiene libre de bacterias y hongos porque la saliva de las abejas posee péptidos antifúngicos y antimicrobianos. La estructura de las celdas del panal, y en particular sus bordes, tiene la capacidad de transmitir las vibraciones de los músculos del tórax. Esto implica que se pueden transmitir mensajes a través de la oscuridad del panal, sobre todo para informar de la existencia de comida y de

¹⁰ 52 veces la distancia de la Tierra a la Luna.

enemigos. Por tanto, parte del panal funciona como un sistema de comunicación dentro de la colmena, formado por la mezcla de cera y resina ajustada para incrementar su resonancia. Los mensajes viajan más entre menos abejas estén sobre las celdas; por lo tanto, si una abeja envía un mensaje y hay muchas abejas cerca, el mensaje viaja unos centímetros, regulando así el número de abejas que lo recibirán (Tautz, 2008).

Las abejas tienen la capacidad para detectar con sus antenas las mínimas alteraciones en la composición de la cera del panal. De esta forma el panal, a través de su propia descomposición natural (la deshidratación, la acción de las enzimas de la saliva de las abejas, el proceso de descomposición de los desechos de las larvas, el envejecimiento de la miel y de la misma cera), funciona como un enorme sistema que indica el estado y la edad de la colonia, y les permite la orientación. Además, las abejas pueden detectar las feromonas que ellas mismas han secretado, de tal forma que cuando una de ellas danza y las libera, tras una excursión fuera del panal, regresa exactamente al mismo lugar en el que danzó anteriormente (Seeley, 1995).

El panal funciona como el primer sistema de defensa en contra de infecciones grupales, pues por dentro se halla cubierto de propóleos, el cual posee propiedades antimicrobianas y antifúngicas, además de que lo pueden almacenar para cuando lo necesiten. A partir de las contracciones rítmicas de los músculos del tórax, las abejas tienen la capacidad de generar el calor necesario para sus crías, hasta alcanzar la temperatura de 43°C. Después de vibrar durante un tiempo determinado, aprietan su abdomen contra las celdillas en donde están las pupas, y así permanecen por al menos treinta minutos. Algunas abejas después de “entrar en calor”, se introducen en celdillas vacías y las calientan. Cuando, por el contrario, el ambiente está muy caliente y es posible que mueran las pupas por ello, las abejas toman agua del suelo y forman una película delgada sobre las celdillas, humedeciéndolas para que pierdan calor. Pero, también es posible que se coloquen conjuntos de abejas estratégicamente en las entradas del panal y agiten sus alas para ventilarlo (Tautz, 2008; Turner, 2000).

Las temperaturas a las que son criadas las pupas juegan un papel decisivo en el tipo de comportamiento que desarrollará cada abeja. No sólo con respecto a su

“personalidad”, sino a las actividades: calentar las celdillas de crianza, ventilar el panal, cosechar néctar o polen, cuidar a la reina, etcétera. Ya que el tipo de sinapsis que se generan en sus cerebros depende de la temperatura (Groh, Tautz, & Rössler, 2004).

Todos estos procesos han llevado a que algunos autores (Seeley, 1985; Seeley, 1995; Detrain & Deneubourg, 2006; Reeve & Hölldobler, 2007; Tautz, 2008; Hölldobler & Wilson, 2009; Gillooly, Hou, & Kaspari, 2010; Haber, 2013) aseguren que un panal de abejas funciona como un solo organismo: un superorganismo. La enorme cantidad de interacciones del comportamiento de las ochenta mil a 200 mil abejas que integran una colmena genera una infinidad de respuestas, que le confiere una gran plasticidad para adaptarse a las condiciones fluctuantes del medio ambiente a corto y mediano plazo (Straub et al., 2015).

La formación de asas de retroalimentación sugiere el surgimiento de homeostasis a nivel del panal, y un claro ejemplo de ello es la regulación de la temperatura en su interior o de las necesidades de néctar o polen. También las intensas labores de limpieza constante entre las abejas, de las celdillas del panal y hasta de la reina, funcionan como una barrera efectiva contra el desarrollo de enfermedades. Por otro lado, cuando una abeja enferma, pierde la orientación, de manera que ya no puede regresar y muere fuera del panal.

En el caso de la familia Formicidae, las hormigas, también tienen organización social. Las hembras fértiles, en general, pueden tener alas sólo durante el “vuelo nupcial”. Las obreras no pueden procrear y los machos sólo viven hasta la fecundación y poseen alas. Después de que se lleva a cabo la fecundación, la hembra fértil se esconde y comienza a poner huevos a partir de los cuales se desarrollarán las obreras que llevarán a cabo una gran cantidad de tareas entre las que destaca la construcción del hormiguero. Algunas especies han generado comportamientos muy especializados en las obreras y reciben otros nombres como “soldados”, “esclavistas” y “cazadoras” (Domingo, 1997).

Las especies de hormigas han desarrollado la capacidad de establecer asociaciones simbióticas con todo tipo de organismos. Una de ellas es con los áfidos, también conocidos como pulgones, que miden entre uno y diez milímetros y que se

dedican a chupar la savia de las plantas, rica en carbohidratos, pero pobre en aminoácidos. Las hormigas requieren al menos diez aminoácidos que obtienen a partir de otra asociación simbiótica, ahora del áfido y una bacteria (Febvay et al., 1999).¹¹ Los pulgones excretan por el ano ligamaza, que es rica en azúcares, y las hormigas se dedican a “ordeñar” dicho producto. Los pulgones ceden la ligamaza a las hormigas que los defienden de depredadores (catarinas o mariquitas), e incluso de infecciones. Esta ligamaza se acumula y, cuando la hormiga llega al hormiguero, reparte la ligamaza entre las demás hormigas mediante trofolaxis. Debe subrayarse que las hormigas controlan la cantidad de pulgones de las plantas, para que no sean tantos que lleguen a matarlas, pero sí suficientes para facilitar la relación entre ambas especies (Sullivan, 2008).

Existe otra relación, similar a las que desarrollan las termitas. Las hormigas cortadoras de hojas “cultivan” hongos basidiomicetes de la familia Lepiotaceae, dentro del hormiguero, a partir de la masticación de hojas que cortan de los árboles. Las larvas de las hormigas no pueden alimentarse de las hojas porque tienen insecticidas naturales. De manera que el hongo degrada dichos insecticidas y se convierte en el alimento de las larvas. Las hormigas trabajadoras, al igual que las abejas, regulan las condiciones del hormiguero manteniendo humedad, temperatura y concentraciones de gases, como bióxido de carbono y oxígeno.

El hormiguero es una estructura muy compleja en la que existen entradas y salidas, respiraderos, cámaras para la reina, para las larvas e incluso una en donde se vacían los desechos de las hormigas y restos de hongo muertos, cuyo proceso de descomposición facilita que el hormiguero se caliente. De la misma forma, las hormigas evitan el crecimiento de otros organismos patógenos, mediante la secreción de antibióticos y la acción de bacterias simbióticas. Entre estas, las del género *Pseudonocardia*, o *Streptomyces*, son actinobacterias que crecen en la cabeza de las obreras (Currie, 2004).

Las relaciones en el hormiguero pueden ser excesivamente complejas; hasta el punto de que algunos reptiles utilizan el hormiguero como incubadora para sus huevos, aunque también es posible encontrar escarabajos, isópodos, moscas,

¹¹ Por sus peculiaridades, el metabolismo de los áfidos se aborda un más adelante, en el Capítulo 3.

colémbolos, etc. Las hormigas se comunican a través de feromonas. Hay algunas feromonas altamente volátiles, que utilizan para indicar alarma, por ejemplo, y alcanzan hasta sesenta centímetros de longitud. Ello facilita una respuesta coordinada en caso de que se requiera llevar a cabo la defensa de la colonia. También existen feromonas para indicar que hay fuentes de alimento cercanas y de nuevo la colonia está obligada a coordinar su esfuerzo. Cuando encuentran un lugar con abundante comida, dejan un rastro de feromonas cuya concentración es constante; es decir, que el paso de hormigas no la modifica, y así “saben” cuánto alimento hay en un lugar. Finalmente, hay feromonas que indican la casta a la que pertenece cada hormiga, importantes para identificar a la reina. Las hormigas también se comunican a través del sonido, pues poseen aparatos estridularios con los que generan vibraciones rítmicas ultrasónicas que les permiten indicar cuáles son las mejores hojas en un árbol (Jaffe, 2008).

Al igual que las abejas, las hormigas no siguen órdenes ni pertenecen a una estructura jerarquizada. Las tareas se encuentran especializadas, y la reina sólo pone huevos. Todo se da con base en interacciones simples que crean un patrón de caminos o senderos por los que las hormigas pasan constantemente dejando señales químicas, las feromonas, suficientemente flexibles y resistentes como para el que olor se mantenga y funcione como señalización del sendero. Las hormigas reparan dichos senderos olorosos de manera constante. Y la concentración de feromonas, el tipo de contactos que tengan entre ellas y las vibraciones que producen permiten que la colonia responda y se comporte como un todo (Gordon, 2016). Este tipo de comportamientos, tan precisos y coordinados, ha llevado a plantear que las colonias de hormigas funcionan como un superorganismo; cada individuo es responsable y actúa con base en la optimización de la colonia, no de su propio beneficio (Jaffe, 2008).

2.3.2 Termitas y sus estructuras abióticas

Las termitas pertenecen al grupo de los Isópteros, es decir a aquellos que tienen dos pares de alas similares. Se trata de organismos que también forman colonias y se alimentan de la celulosa que encuentran en la madera y en otras partes vegetales.

Se conocen alrededor de mil ochocientas especies y están difundidas en todas las regiones tropicales y subtropicales.

Las termitas juegan un rol muy importante en la estructura de algunos ecosistemas. Por ejemplo, contribuyen con cerca de 95 por ciento de la biomasa de insectos en los suelos tropicales, y su biomasa en las sabanas africanas puede ser mayor que la de los mamíferos que comen pastura. Sus actividades son muy importantes como recicladoras de material e incrementan la fertilidad del suelo y el rendimiento de los cultivos, (Domingo, 1997).



Figura 2.6. Crestas fúngicas de *Macrotermes*. Tomado de: <http://www.termiteweb.com/how-mound-building-termites-repair-damage-to-their-nest/>

Las termitas poseen los mecanismos de digestión de madera más sofisticados y eficientes que se conocen; pues establecen profundas y complejas relaciones simbióticas dentro y fuera de sus intestinos.¹² Algunas especies del género *Macrotermes* realizan parte del proceso digestivo fuera del intestino, ya que no pueden digerir la lignina. Para ello cultivan un hongo basidiomicete (*Termitomyces*)

¹² Para las relaciones simbióticas en los intestinos de las termitas ver el Capítulo 3.

en estructuras especiales, llamadas crestas fúngicas, dentro del termitero (ver Figura 2.6). Se trata de una relación simbiótica obligada, donde ni el hongo ni la termita se desarrollan sin el otro. Las crestas fúngicas están formadas por fibras de madera. Las termitas obreras las construyen a partir de las heces de las forrajeras, en cuyo interior inoculan esporas del hongo que lleva a cabo parte del proceso digestivo. Así, las termitas consumen parte del micelio del hongo. Las crestas fúngicas reciben mantenimiento constante, y están construidas de manera que el aire pueda pasar entre ellas, porque el proceso digestivo del hongo sobre los restos fecales de las forrajeras eleva la temperatura (Rouland-Lefèvre, Inoue, & Johjima, 2006). El desarrollo del hongo se debe a la formación de microclimas, a 30°C de temperatura, suficiente humedad, elevadas concentraciones de CO₂, un pH de 4.5, secreciones de antibióticos producidos por las termitas, estimulantes de crecimiento secretadas por las glándulas salivales y el recto de las forrajeras, etc. (Rouland-Lefèvre & Bignell, 2004).

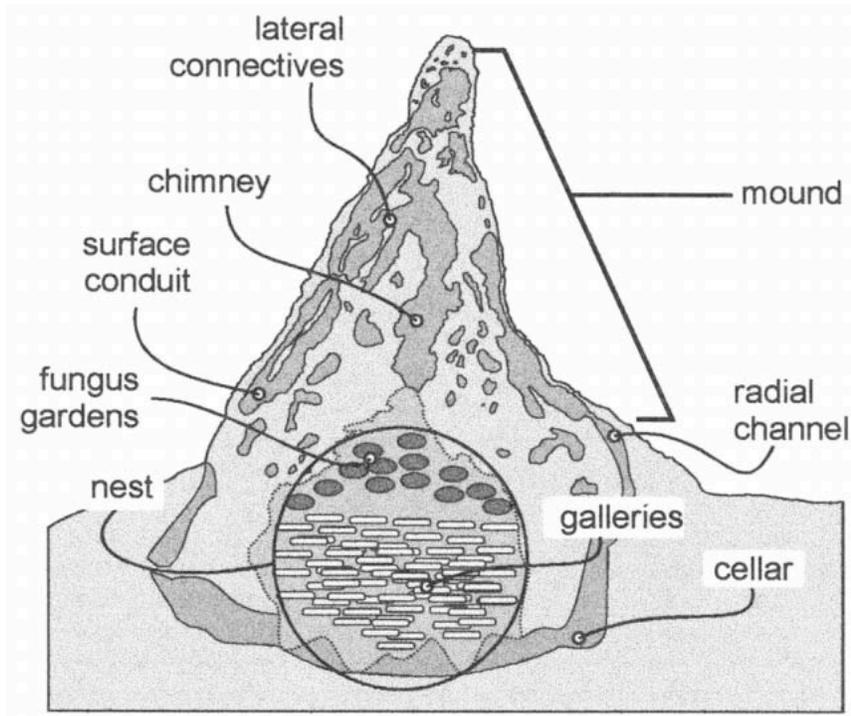


Figura 2.7. Corte transversal estilizado de un montículo de *Macrotermes michaelseni* basado en el corte realizado a un montículo en Namatubis, en el norte de Namibia (tomado de Turner, 2000, p. 196).

Las termitas construyen sus nidos en forma de montículos que alcanzan uno o dos metros de diámetro y hasta seis metros de altura. Llega a contener hasta dos millones de individuos y llegan a vivir de diez a veinte años. Los montículos tienen paredes muy duras, formadas por suelo y saliva, cocinados al sol, y llenos de galerías que incluyen sistemas de drenaje y de ventilación (ver Figura 2.7). La mayor parte del nido (*nest*) se halla en realidad por debajo del nivel del suelo, y más abajo está la bodega o sótano (*cellar*) que es un espacio grande al que sostienen pilares. A los lados del nido hay una serie de túneles radiales (*radial channel*) que se extiende hacia abajo, al sótano y hacia arriba, al suelo. Por encima del nido se prolonga la chimenea (*chimney*) que no tiene salida hacia arriba, pero, se trata de una cámara colectora. También hay una extensa red de canales o túneles laterales que conectan con la chimenea y con los conductos superficiales (Turner, 2000).

El montículo no sólo funciona como un nido en el sentido tradicional de la palabra, sino que juega un papel fundamental en el crecimiento, desarrollo y reproducción de la colonia. Las termitas regulan la temperatura y los sistemas de ventilación a través de, por ejemplo, las tasas de metabolismo. Si su metabolismo aumenta, se genera mayor calor y humedad. Esto hace que la densidad del aire disminuya, favoreciendo su movimiento por los canales. A este proceso se le ha llamado “termosifón” o “convección natural inducida por el metabolismo”. Si se toma en cuenta el metabolismo de las termitas y de los hongos que cultivan, un montículo puede consumir 9.5 litros de oxígeno por hora y generar tanto calor como el metabolismo de un mamífero de cuarenta kilos. Para ello requiere un flujo constante en su interior, el cual se ha descrito como equivalente al flujo de aire en los pulmones de un mamífero.

Tras analizar la respuesta de colonias de termitas ante el daño del montículo, Scott Turner ha desarrollado modelos a partir de los cuales asume que responden como un solo organismo, con mecanismos homeostáticos, y plantea que se requieren un mínimo nivel cognitivo para entender de qué magnitud fue el daño y cómo hay que repararlo. Por tanto, asegura que se trata de fenómenos de fisiología extendida, en donde el medio se convierte en parte del mismo organismo: “el montículo es una interfase adaptativa construida por una coalición de animales para crear un nuevo

medio ambiente e imponerle homeostasis [...] Por ahora, nos quedamos con la hermosa y paradójica idea de que la individualidad en realidad podría ser una forma radial de socialización” (Turner, 2013, p. 238).

Termitas, abejas y hormigas son, al parecer, ejemplos de superorganismos, ya que la división del trabajo les permite procesos adaptativos que de otra forma parecería imposible llevar a cabo de manera individual. Para Gillooly, Hou y Kaspari (2010), la noción de superorganismo es mucho más que una metáfora. Ellos intentan demostrar, a través de análisis metabólicos, que las colonias de organismos, como las hormigas cortadoras de hojas, funcionan en realidad como un todo, como una unidad. Los análisis los realizaron con base en la tasa metabólica de la colonia como un todo, la tasa de crecimiento y el tiempo de vida.

Para este grupo de investigadores la analogía entre un organismo multicelular y una colonia de insectos sociales es completa: “La multicelularidad y la socialización representan dos de las más grandes innovaciones evolutivas. Ambas son ejemplos de cómo módulos individuales —células e individuos— pueden cooperar para aumentar su capacidad adaptativa” (Hou, Kaspari, Vander Zanden, & Gillooly, 2009). Partiendo de ello, entonces, se dedican a realizar mediciones metabólicas para responder la pregunta de cómo se utiliza la energía en las colonias de insectos sociales. Asumen que la teoría del escalamiento metabólico (Brown et al., 2004) permite explicar cómo es aprovechada la energía a partir del tamaño del cuerpo. Así, a partir de mediciones de tasas de incorporación de energía y su utilización en un determinado organismo; de las tasas de supervivencia, reproducción y crecimiento; y de la distribución del aparato reproductivo, encontraron que dichas mediciones son muy similares a las encontradas, por ejemplo, en mamíferos individuales (Hou, Kaspari, Vander Zanden, & Gillooly, 2009); y que cada organismo que forma la colonia (una abeja, una hormiga, una avispa) responde metabólicamente como las células de un cuerpo individual (Gillooly, Hou, & Kaspari, 2010). Concluyen, por tanto:

Nuestros resultados implican que las colonias [de 117 especies de insectos, como son hormigas, abejas, termitas y avispas] son grupos de individuos que están funcionalmente organizados para capturar y usar la energía en las mismas formas en las que lo hacen los organismos individuales. Y de la misma forma, la similitud en la que se escalan las relaciones para ambos,

tanto colonias como individuos sugiere que la fisiología y la historia de vida de las colonias y de los organismos individuales, siguen las mismas “reglas” con respecto al tamaño (Hou, Kaspari, Vander Zanden, & Gillooly, 2009, p. 3636).

Esto parece indicar que los organismos coloniales se comportan como un organismo individual, al menos desde la teoría del escalamiento metabólico.

Las asociaciones entre individuos de abejas, termitas y hormigas son tan complejas que la respuesta de cada individuo de una colonia depende básicamente del estado de la colonia en su conjunto. Existe una retroalimentación constante entre cada individuo y el resto de la colonia. Por lo que se sugiere que cada termita, abeja u hormiga funciona en realidad como la parte de un gran organismo. Por tanto, el panal y el hormiguero se constituyen como organismos individuales, aunque en este caso la aproximación es más epistémica que ontológica, porque no todos los autores coinciden. Por supuesto que es posible que autores, como Mehring o Tautz (2008) lo hagan, pero, no es el común denominador; es más probable que Hou, Kaspari, Vander Zanden & Gillooly tengan un compromiso de tipo epistémico, por ejemplo.

2.4 Organismos modulares: gramíneas y algunas otras plantas

Por otro lado, están los organismos que han sido denominados como modulares. En este caso, una célula sexual masculina se une a una célula femenina y se genera un módulo (genet), la mayor parte de las veces sésil, el cual empieza a generar copias de sí mismo (o ramet) de tal forma que el organismo se ramifica o se multiplica. A cada copia del organismo original se le denomina módulo (o ramet). El desarrollo de estos módulos depende en gran medida de las condiciones del medio ambiente y es casi impredecible. La arquitectura del desarrollo de los módulos está fuertemente determinada por el medio ambiente; pero también tiene un fuerte componente genético, y dado que casi no hay movilidad, a menos que exista la estrategia reproductiva en la que se utilice algún fenómeno de dispersión y el objetivo sea crecer en algún otro lugar (como parte del individuo original), entonces, lo que se tiene es un sinnúmero de individuos que crecen unos muy cerca de los otros como en el caso del pasto o los corales. Este tipo de desarrollo es común en gramíneas y helechos, en hongos, protistas, y en 19 *phyla* de animales como esponjas, corales, ascidias y briozooarios. Por tanto, la reproducción asexual de estos organismos es

bastante común y los individuos son (casi) genéticamente idénticos (Begon, Mortimer, & Thompson, 1996).

La categoría de individuo, no es tan fácil asignarla al ramet, dado que tuvo un origen asexual; es decir, sólo se puede reconocer al individuo por su origen sexual (genet). Pero, tampoco lo es el conjunto de módulos porque los procesos de desarrollo, reproducción, senescencia y muerte ocurren a nivel modular. Se argumenta que el individuo es todo aquello que se desarrolle a partir de la unión legítima de un óvulo y un espermatozoide; pero al estudiar los organismos ocurre que en muchas ocasiones el primer módulo, es decir el origen del individuo ya ha muerto y el resto de los módulos continúa creciendo. Por tanto, la noción de individuo en este contexto no es clara.

Si la noción de individuo no es clara, el concepto de población tampoco lo es, ya que uno se puede preguntar legítimamente si una población está integrada por un conjunto de módulos (ramets o genets), por un individuo (colonia completa o clon) o por varios individuos (con diversos orígenes sexuales).

Desde el punto de vista ecológico, cuando se requiere un censo, se contabilizan los módulos, ya que muchas veces los cuerpos de los individuos están entrelazados y es difícil separarlos. Además, en muchos casos, el organismo que les dio origen ya no existe, está muerto, e incluso se encuentra en el centro de la masa orgánica de todos los individuos. Por tanto, se trata de una decisión metodológica, antes que ontológica o epistemológica. En el caso del punto de vista taxonómico, es el módulo el que define a la especie.

Estos ejemplos nos muestran que hay organismos que no caben en las JB, sea por su naturaleza gigante, por la forma en la que ha hecho agregados de individuos. ¿En qué nivel podríamos colocar a las termitas? ¿Una colonia o el conjunto de colonias es una población? No hay cómo decidir, de manera sencilla, la unidad de selección para los procesos de evolución orgánica en cada ejemplo. En algunos casos se trata de problemas metodológicos (*Armillaria solidipes*); en otros, de cuestiones epistémicas (abejas, termitas y hormigas); y en otros, de problemas ontológicos. En todos los casos nos hemos referido al hecho de que los organismos pertenecen a la misma especie. Pero los organismos no evolucionan solos. Las

especies en realidad co-evolucionan. No hay una sola especie en el planeta que no esté relacionada con otras. En realidad, así como es muy difícil separar los procesos de selección de cada una de las abejas o de las termitas, tampoco se puede separar la evolución de una sola especie.

Todas las especies están relacionadas unas con otras formando conjuntos de relaciones muy complejas y en muchos casos inseparables. En el siguiente capítulo se exponen algunas de estas relaciones y, sobre todo, se muestra lo estrechamente relacionadas que están los organismos entre sí.

Capítulo 3: Problemas en la jerarquía de niveles: relaciones estrechas entre los individuos

La visión de la evolución como una lucha crónica y encarnizada entre individuos y especies, distorsión popular de la idea darwiniana de la “supervivencia del más apto”, se desvanece con la nueva imagen de cooperación continua, estrecha interacción y mutua dependencia entre formas de vida¹³.

3.1 La simbiosis y la emergencia de nuevos tipos de individuos

En un artículo bastante provocador, titulado “Una visión de la vida simbiótica: nunca fuimos individuos”, Scott Gilbert, Jan Sapp y Alfred Tauber (2012) mencionan una discusión que se llevó a cabo entre Lynn Margulis y Richard Dawkins en 2009, con motivo del “Homenaje a Darwin” en la Universidad de Oxford. Dawkins preguntó por qué habría que traer la simbiosis a la teoría evolutiva:

Tome una historia estándar para unos típicos animales, ahora distribúyalos en una zona y ponga un promontorio, o una isla o algo que ocasione que usted tenga dos distribuciones geográficas. Entonces de cada lado usted tiene diferentes presiones de selección, y un grupo comienza a evolucionar de esa forma, y el otro evoluciona de la otra. ¿Qué hay de malo con ello? Es muy plausible, es económico y es parsimonioso. ¿Porqué querría usted arrastrar la simbiogénesis cuando es poco económica y poco parsimoniosa? A lo cual, Lynn Margulis contestó, porque está ahí (Dawkins & Margulis, 2009).

Este artículo termina con el siguiente enunciado: “para los animales como para las plantas, nunca hubo individuos. Este nuevo paradigma de la Biología genera nuevas preguntas y plantea nuevas relaciones entre las diferentes entidades vivientes en la Tierra. Todos somos líquenes” (Gilbert, Sapp, & Tauber, 2012, p. 336).

En las JB usualmente se asume que cada peldaño es claramente diferenciable, particularmente en el de los organismos individuales. Es como si cada organismo estuviera aislado de los demás; tanto de la misma especie como de las otras especies. Cuando se habla de cada uno de los peldaños de las JB, a veces, es posible que se plantee, de forma marginal o anecdótica, que algunos seres vivos se relacionan con otros a través de relaciones simbióticas más o menos estrechas. Sin embargo, la simbiosis no es un fenómeno aislado o marginal. Es tan importante como las relaciones que ocurren entre el depredador y su presa. Hay una corriente

¹³ Margulis, Lynn & Sagan, Dorion. *Microcosmos: four billion years of evolution from our microbial ancestors*. Univ. California Press. Los Angeles. (1997). 28-29 pp.

de investigadores que de manera cada vez más enfática señala que es una propiedad esencial de los seres vivos. Todos los seres vivos se encuentran en una red profundamente imbricada de relaciones simbióticas y pareciera que la simbiosis es la esencia misma de la vida. Tanto la Biología tradicional como la Filosofía de la Biología han abordado muy poco las relaciones simbióticas y en particular el impacto que tienen en fenómenos como la adaptación, la reproducción y en la evolución. Por ejemplo, en la década de 1990, había al parecer tan sólo dos mil biólogos en todo el mundo investigando las relaciones simbióticas de manera directa o indirecta (Jeon, 2002).

La simbiosis no sólo está ampliamente distribuida en todos los grupos de organismos, también es la responsable del origen de nuestras células (eucariotas), y quizá de la mayor fuente de variación genética y epigenética a nivel celular (Jeon, 2002).

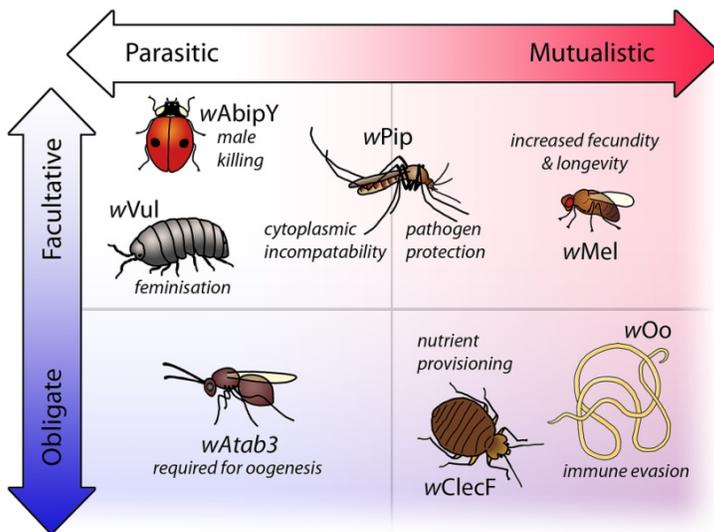


Figura 3.1 Modificaciones fenotípicas en distintos organismos generados por *Wolbachia*. Dichas modificaciones incluyen feminización, incompatibilidad citoplásmica, muerte de machos, incremento de longevidad y fecundidad, evasión inmune, aprovisionamiento de nutrientes, etc. Las relaciones de *Wolbachia* con sus hospederos van desde el parasitismo hasta el mutualismo, y desde las relaciones obligadas, hasta las facultativas (tomado de Gill, Darby & Makepeace, 2014).

La definición de simbiosis está a debate y hay algunos que la definen como la relación estrecha y prolongada entre dos o más organismos de diferentes especies, que dura al menos durante el tiempo de vida de alguno de los participantes. El problema es si hay alguno entre los involucrados que obtiene mayor ganancia a expensas de los otros, como en el caso del parasitismo, o si las ganancias son equivalentes para todos. Las innumerables relaciones simbióticas muestran un continuo: del parasitismo con un costo total a la víctima, a la equivalencia en que

todos salen beneficiados; es decir, del antagonismo absoluto a la cooperación total (Dimijian, 2000; Gerardo, 2015).

Por el contrario, Nardon & Charles (2002) opinan que ni el parasitismo ni las interacciones patógenas pueden incluirse en el concepto de simbiosis, ya que eso depende de la agresividad o neutralidad del tipo de relación. Paradójicamente, mencionan a la especie bacteriana *Wolbachia* como un organismo que no debe de considerarse simbiote, aunque tradicionalmente se le ha consignado como tal, ya que, además, es un importante generador de variación genética (ver Figura 3.1).

Wolbachia es una bacteria que tiene la capacidad de infectar no sólo a casi todos los grupos de insectos, sino también a otros artrópodos y algunos nematodos. Lo interesante es que genera alteraciones reproductivas, como incompatibilidad citoplásmica, muerte de machos, feminización de machos y partenogénesis. Sin embargo, se ha convertido en un simbiote obligado en algunas especies de nematodos, por lo que es materia de una intensa investigación, ya que puede generar infertilidad y se podría utilizar como pesticida (Figura 3.2; Dedeine, Bandi, Boulétreau, & Kramer, 2003).

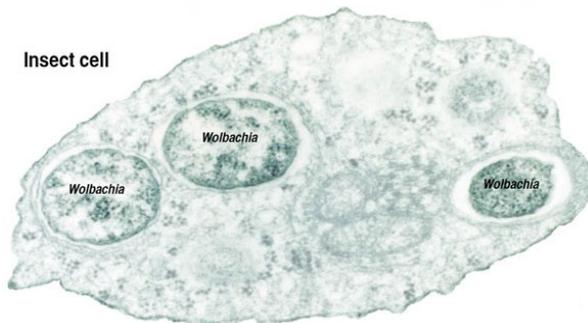


Figura 3.2. Células de insecto en cuyo interior se distinguen células de *Wolbachia*. Micrografía de transmisión de electrones. Imagen de Scott O'Neill. (Tomado de: Genome Sequence of the Intracellular Bacterium *Wolbachia*, 2004).

Para otros autores simbiosis significa la relación entre dos organismos de diferentes especies, en la cual se construyen nuevas estructuras y se desarrollan nuevos metabolismos mediante un vínculo íntimo, y que dura un tiempo determinado, puede formarse constantemente e incluso tener un carácter cíclico (Zook, 2002).

No existen organismos axénicos, es decir, que no generen relaciones simbióticas (Dyer, 1989). Plantear su existencia es prácticamente imposible y, aunque se podría intentar en el laboratorio, en realidad es muy difícil de lograr. En la

actualidad cuando se utilizan organismos multicelulares libres de microorganismos para investigar las relaciones simbióticas que establecen, lo que se ha observado es que presentan un sinnúmero de alteraciones fisiológicas. Por ejemplo, los ratones libres de microorganismos no desarrollan adecuadamente el sistema inmune, no pueden digerir alimentos y la maduración de los tejidos intestinales es deficiente, lo cual incide en un tránsito intestinal lento y menos liberación de serotonina, que a su vez impacta el desarrollo del sistema nervioso. Tienen menor capacidad para regenerar los tejidos intestinales, y por ello se convierten en tejidos muy frágiles; la formación de sus huesos es deficiente; requieren mayor ingesta calórica; muestran alterada la respuesta al estrés, en particular en el eje glandular formado por el hipotálamo, pituitaria y glándulas adrenales; poseen menor desarrollo neuronal y sináptico; desarrollan mayor ansiedad y tienen respuestas menores al dolor (Sommer & Bäckhed, 2013).

Las relaciones simbióticas aparecen entre todos los organismos y a todos los niveles. Cada vez se conocen más ejemplos de organismos que generan relaciones simbióticas y se ha comenzado a estudiar su grado de estrechez. Como ejemplo están las relaciones entre los peces o calamares de las grandes profundidades, que tienen órganos luminosos, con microorganismos que generan bioluminiscencia, como en *Photoblepharon* o en *Euprymna scolopes*; de los gusanos gigantes vestimentíferos, cuyos tejidos mantienen bacterias quimio-autótrofas; de los corales y sus comunidades de algas y zooxantelas (*Symbiodinium*); de los platelmintos de vida libre asociados a clorofitas; de las micorrizas, rizobios y hongos endocíticos; hasta de los insectos (como las termitas), y de grandes rumiantes, con sus intestinos plétóricos de comunidades sumamente complejas de microorganismos, incluso de reinos diferentes, ya que es posible encontrar comunidades de bacterias, levaduras, protistas, arqueobacterias, etcétera (Dyer, 1989).

Es casi una realidad asumir que no hay ser vivo en el planeta que no dependa fisiológicamente de otro para poder llevar a cabo sus funciones en forma adecuada. Es un hecho que muchos organismos no poseen la maquinaria enzimática para llevar a cabo la síntesis de algunas moléculas, en particular de los aminoácidos. Un caso extremo es el de algunas cochinillas del género *Planococcus* que (al igual que los

áfidos asociados a *Carsonella*) poseen bacteriomas o simbiosomas en los que crece la bacteria *Tremblaya princeps*, en cuyo citoplasma es posible encontrar otra bacteria, llamada (provisionalmente) *Moranella endobia*. Entre los tres llevan a cabo la síntesis de aminoácidos que requieren; es decir, sus genomas se han modificado para realizar el proceso en forma coordinada (Gilbert, 2014).

En muchos casos, la integración entre los organismos simbiotes es muy estrecha; se piensa que, incluso en los mamíferos, la tercera parte del metaboloma tiene origen microbiano. Además de la gran cantidad de actividades fisiológicas involucradas en el desarrollo en las que participa el microbioma. En algunas esponjas, hasta 40 por ciento del volumen del organismo está formado por bacterias que contribuyen de forma muy importante a su metabolismo. Se ha demostrado, tanto en ratones como en el pez cebra, que el microbioma activa cientos de genes durante el desarrollo, por lo que éste debería considerarse un proceso que depende de un conjunto de señales interespecíficas (Gilbert, Sapp & Tauber, 2012).

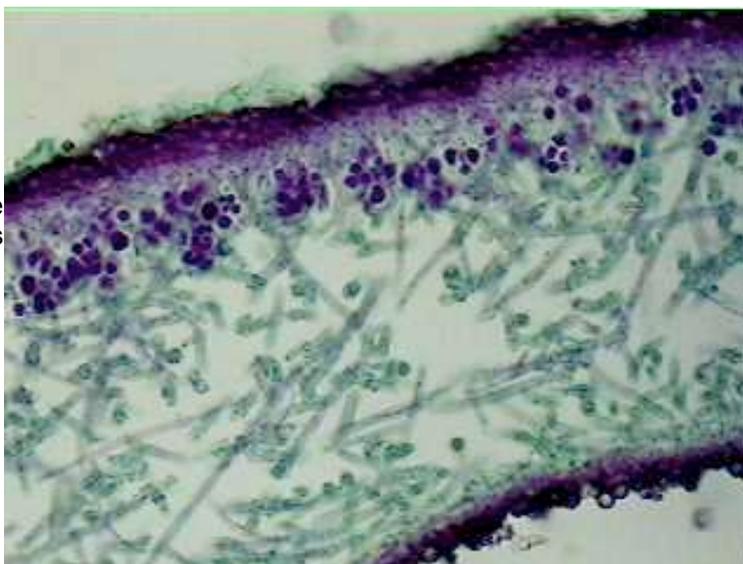
La simbiosis se puede clasificar con base en si los organismos se asocian de forma externa (ectosimbiosis) o, si, por el contrario, uno está adentro de otro (endosimbiosis). A continuación, se exponen algunos casos importantes, primero de ectosimbiosis, y después de endosimbiosis.

3.1.1 *Relaciones externas entre individuos: los líquenes y la rizosfera*

3.1.1.1 Líquenes

Los líquenes (ver Figura 3.3) se forman por la relación simbiótica entre hongos y algas, pero están ubicados taxonómicamente en el grupo de los hongos, ya que la mayor parte de las veces su forma está dada por la del hongo, aunque son completamente diferentes. Los líquenes se pueden encontrar en casi todas las altitudes, incluso a más de siete mil metros de altitud, y hasta apenas a unos 400 km de distancia del Polo Norte. Pueden crecer en las rocas desnudas de los desiertos y en el interior de rocas porosas. Al igual que los tardígrados, se cree que son los únicos organismos capaces de vivir en el espacio exterior sin ningún tipo de protección.

Figura 3.3. Micrografía de corte transversal de líquen en colores artificiales (tomado de: <http://curlygirl.no.sapo.pt/images/corteliquen.jpg>).



Se han descrito trece mil quinientas especies de líquenes con base en el hongo, ya que el organismo fotosintético es más común. En aproximadamente doce mil quinientas de ellas (que corresponden a unas cuarenta especies) un alga eucariota realiza la fotosíntesis; mientras que en las mil restantes se trata de cianobacterias. La mitad de los líquenes utilizan como organismo fotosintético al alga *Trebouxia*; aunque se han reportado por lo menos dos especies que no corresponden a estos grupos: las Xantophyceae (*Heterococcus*) y las Phaeophyceae (*Petroderma*). La presencia de cianobacterias se relaciona con la fijación del nitrógeno. Hay especies de líquenes en las que es posible identificar algas clorofitas tanto como cianobacterias (Friedl & Bhattacharya, 2002).

En los líquenes, los hongos son ascomicetes y, sólo unas cuantas especies, basidiomicetes. En ocasiones, es posible separar el componente fúngico del componente algal, y se pueden cultivar por separado (Bold, Alexopoulos, & Delevoryas, 1980). Pero hay algunas especies donde es imposible, pues las hifas del hongo penetran el cuerpo del alga hasta las membranas internas de los cloroplastos. En tales casos y a diferencia de lo que muchos biólogos creen, Stephenson (2010) argumenta que se trata de la relación entre un parásito (el hongo) y su hospedero, ya que en muchas ocasiones el alga muere debido a dicha penetración. Sin embargo, puesto que el alga se reproduce mucho más rápido, permite que la asociación se

mantenga (Stephenson, 2010). Se trata entonces de un parasitismo controlado, aunque esto se pondría en duda si se descubriera que efectivamente hay comunicación entre ambos organismos.

El hecho más intrigante de la simbiosis encontrado en los líquenes es que si uno cultiva el alga por un lado y por otro el hongo, nunca desarrollan algo que remotamente se parezca a la estructura que aparece cuando están juntos. Además, la forma del líquen depende básicamente de las especies que lo constituyen, quizá gracias a procesos de señalización entre los actores (Nardon & Charles, 2002). Al parecer, el hongo posee los genes que originan la estructura característica del líquen, pero permanecen inactivos si no se presenta el organismo fotosintético (Dimijian, 2000).

En el caso de los líquenes tampoco es posible definir qué es un organismo individual, ya que en realidad no hay una unidad morfológica. Se trata de un conjunto de hifas que forman el talo en cuyo interior se desarrollan los organismos fotosintéticos:

Los líquenes son un reto para nuestro concepto de individualidad. ¿El líquen es por sí mismo un organismo individual o está compuesto por dos especies? ¿Lo vemos como uno o como dos organismos? Los dos compañeros pueden separarse y sobrevivir en ambientes controlados. Incluso a los líquenes les damos nombres científicos, dejándonos llevar por nuestro sesgo hacia la individualidad (Dimijian, 2000).

En todos estos ejemplos la relación simbiótica tiene un elevado valor adaptativo para los participantes; pero no hay forma de ubicar a los líquenes en las JB. No forman individuos, pero tampoco son colonias o poblaciones. No hay peldaños para estructuras u organismos formados por individuos de dos o más especies. En los libros sobre hongos, los líquenes aparecen casi como algo anecdótico, aunque son sumamente comunes. Les hemos asignado nombres científicos, como si se tratara de especies, pero lo único que ha hecho esto es enrarecer el ambiente. Por ejemplo, en el género del líquen *Usnea*, dependiendo del tipo de definición de especie que se utilice, se puede pasar de 61 a 140 especies en Europa. Una perspectiva muy estrecha de los caracteres morfológicos ha generado tal confusión entre los especialistas que por el momento muchos se niegan a trabajar con este género.

Muchas de las especies se establecieron con base en la separación de un solo carácter (Clerc, 1998).

Otro caso es el de la especie *Dictyonema glabratum*, también conocida como *Cora pavonia*. Este líquen formado por hongos basidiomicetes es característico de ecosistemas tropicales de Centro y Sudamérica. Funciona como un fertilizante del suelo, ya que lleva a cabo la fijación del nitrógeno. Se trata de un líquen que, hasta hace poco, se pensó era una sola especie. Hoy, gracias a estudios sumamente minuciosos, el grupo de Robert Lücking y Manuel Dal-Forno ha encontrado que se trata de al menos 126 especies, pero de acuerdo con sus cálculos, es probable que se trate de por lo menos 452 (Lücking et al., 2014). Esto ilustra porqué los líquenes no tienen cabida en ninguno de los peldaños de las JB. Aunque se intente asignarles nombres de especies, en realidad la falta de consenso hace que sea un grupo con una alta inestabilidad taxonómica. Por lo que no hay forma de definir un individuo o algún tipo de población.

3.1.1.2 Micorrizas y la rizosfera

El papel que juegan las micorrizas en el ambiente es fundamental. Se trata de la infección que algunos hongos llevan a cabo en las raíces de las plantas formando un microambiente que recibe el nombre de rizosfera. En la rizosfera ocurren una serie de relaciones simbióticas de muy diversa índole, en las que al parecer todos salen ganando. Es posible encontrar, además de la interacción entre un hongo y las raíces de la planta, bacterias fijadoras de nitrógeno, como *Rhizobium*. La bacteria *Pseudomonas* es la más común en la rizosfera y es la que facilita que se establezca la relación entre el hongo y la planta. *Agrobacterium* y *Pseudomonas* juegan un papel fundamental al solubilizar el fósforo para que pueda ser absorbido por las hifas del hongo que lo pone a disposición de la planta (Figura 3.4; Reyes Jaramillo, 2011).

Las micorrizas son comunes a 95 por ciento de las plantas y no sólo se relacionan con las plantas con flores, sino también con helechos y musgos. Hay diferentes tipos de micorrizas, dependiendo de la relación que se trate, pero las más importantes son las endomicorrizas o micorrizas arbusculares, que se caracterizan porque las hifas del hongo penetran hasta las células de la raíz de las plantas

formando lo que se conoce como arbuscúlos que son los órganos de intercambio de nutrientes (Aguilera Gómez et al., 2007).

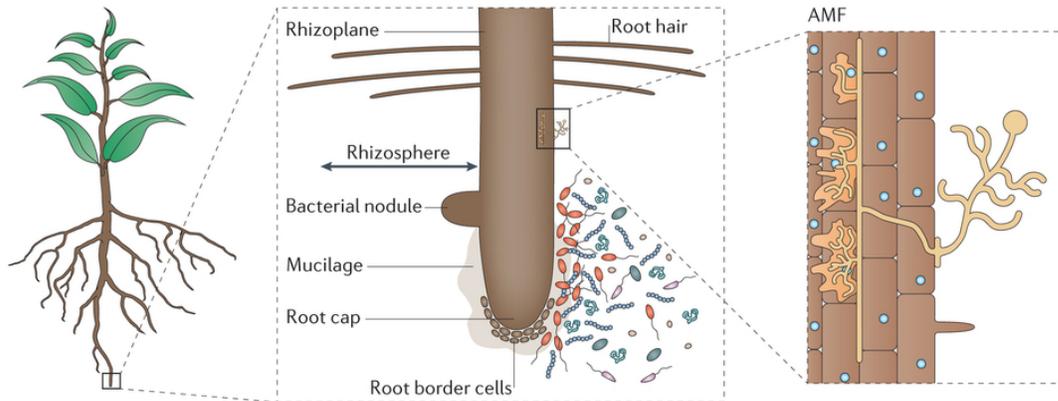
Las micorrizas se forman con hongos que son simbióticos estrictos, es decir que sólo se desarrollan adecuadamente en presencia de las raíces de las plantas. Se trata del orden de los Glomales que incluso se ha independizado taxonómicamente (para algunos autores) del grupo de los Ascomicetos y de los Basidiomicetos (Guerra Sierra, 2008).

En la micorriza, la planta se beneficia de diversas formas. Ya que no puede aprovechar entre 95 y 99 por ciento del fósforo del suelo, pues forma precipitados, el hongo lo hace soluble para que lo pueda absorber la planta. Además, la extensión de las hifas genera un incremento en la zona de absorción de agua de la planta, con lo que incrementa la zona de exploración de la planta-hongo aumentando el volumen del suelo que pueden aprovechar. Por otro lado, la planta aporta al hongo carbohidratos y otros productos de la fotosíntesis de los que se alimenta. En muchas ocasiones el micelio del hongo se extiende más allá de las raíces de la planta y forma otra micorriza con otra planta, incluso de otra especie. Esto ha planteado la pregunta de si no existirá comunicación molecular entre las plantas (Dimijian, 2000).

La micorriza juega un papel protector de las raíces de la planta. Esto ocurre sobre todo en suelos contaminados por metales pesados donde el hongo inmoviliza dichos metales en la raíz y evita su traslocación a otras partes de la planta, lo cual a su vez detiene el flujo de metales a lo largo de las redes tróficas. Por tanto, la micorriza protege a la planta de posible estrés hídrico, controla y regula el desarrollo de organismos patógenos y facilita la tolerancia a la presencia de metales pesados (Guerra Sierra, 2008).

La importancia de las micorrizas es muy grande; se piensa que los primeros en colonizar la corteza terrestre fueron los hongos, quienes después favorecieron que las plantas también la colonizaran (Guerra Sierra, 2008). A primera vista, se podría pensar que las micorrizas evolucionaron a partir de una infección del hongo parásito sobre las raíces de las plantas, pero algunas evidencias señalan que quizá lo que ocurrió fue precisamente lo contrario. Se sabe que en algunas fases del desarrollo de las plantas (gametofito) no se lleva a cabo la fotosíntesis, por lo que se

habría desarrollado a partir de los nutrientes que le aportara el hongo (Aguilera Gómez et al., 2007; Reyes Jaramillo, 2011).



Nature Reviews | Microbiology

Figura 3.4. La rizosfera es una zona delgada del suelo que rodea y es influenciada por las raíces de las plantas. El esquema muestra imágenes ampliadas de la rizosfera, que contiene bacterias saprofitas y hongos; incluso hongos de micorriza arbuscular (tomado de Philippot, Raaijmakers, Lemenceau, & van der Putten, 2013).

No todas las plantas generan micorrizas e incluso algunas secretan sustancias para que las esporas de los hongos no germinen, como ocurre en la familia de las Capparales. En dichos casos la planta secreta sustancias, por ejemplo, isotiocianatos, nitrilos y tiocianatos. La baja actividad fúngica se relaciona básicamente con plantas que viven en climas extremos o en ambientes inundados como los manglares (Aguilera Gómez et al., 2007).

Las micorrizas también son muy importantes porque no permiten la erosión de los suelos al formar agregados de arena o partículas del suelo gracias al micelio fúngico. La rizosfera es mucho más que la relación simbiótica de hongos y plantas. Se trata de comunidades muy complejas donde las bacterias también juegan un papel muy importante. En la rizosfera de *Avena fatua*, por ejemplo, es posible detectar hasta casi dos mil especies diferentes, la mayoría de los grupos de las firmicutes o de las actinobacterias. La formación de la rizosfera es un proceso que comienza con el tipo de suelo, el cual se podría decir que es el semillero de los organismos que conformarán la rizosfera. Posteriormente, el lugar preciso de desarrollo también juega un papel fundamental. Finalmente, la especie de la planta y

su acervo genético son los que establecen quiénes jugarán un rol en la formación (¿desarrollo?) de la rizosfera. Todo depende en gran medida de los metabolitos que libere la planta.

En primer lugar, las raíces de las plantas liberan azúcares, aminoácidos, ácidos orgánicos y mucopolisacáridos, para que sirvan de alimento a los organismos involucrados, que en ocasiones puede constituir hasta 25 por ciento de los depósitos de carbón de las plantas. Pero, también liberan flavonoides para atraer cierto tipo de bacterias, promover la germinación de las esporas de los hongos, e incluso intervenir en la señal de quorum (*quorum sensing*, QS) de las biopelículas bacterianas (ver Capítulo 4).

Las bacterias juegan un papel tan importante en el desarrollo de la rizosfera que el maíz, por ejemplo, almacena algunas de ellas en sus semillas para facilitar su desarrollo. Todo parece indicar que el microbioma de las plantas puede transmitirse a la siguiente generación, lo cual es relevante porque la rizosfera es la primera línea de defensa de la planta.

La rizosfera depende en gran medida de las plantas que la conforman. A mayor diversidad de plantas, mayor diversidad en metabolitos y mayor biodiversidad; lo cual a su vez se traduce en un sistema de “comunicación” muy complejo. Los hongos también pueden secretar sustancias que la planta usa para ahuyentar a los herbívoros (Philippot, Raaijmakers, Lemenceau, & van der Putten, 2013).

El hongo *Metarhizium robertsii* se caracteriza por infectar las larvas de insectos que se desarrollan en el suelo. A partir de estos cadáveres, remueve compuestos nitrogenados hacia la planta con la que ha establecido relación simbiótica. De acuerdo al equipo encabezado por Behie, la planta puede alcanzar hasta cuarenta por ciento de compuestos nitrogenados de los cadáveres de los insectos (ver Figura 3.5; Behie, Xelisko, & Bidochka, 2012).

Las complejas relaciones que ocurren bajo el suelo ejercen una muy importante influencia en el desarrollo de las cadenas tróficas de arriba (en la filosfera). De la misma forma, lo que ocurre en la filosfera, afecta directamente la rizosfera. Se ha visto que, si un predador ataca una planta, la rizosfera acelera la

producción de ciertos metabolitos (glucosinolatos) que tendrán un efecto tóxico en los predadores (Philipot, Raaijmakers, Lemencau, & van der Putten, 2013).

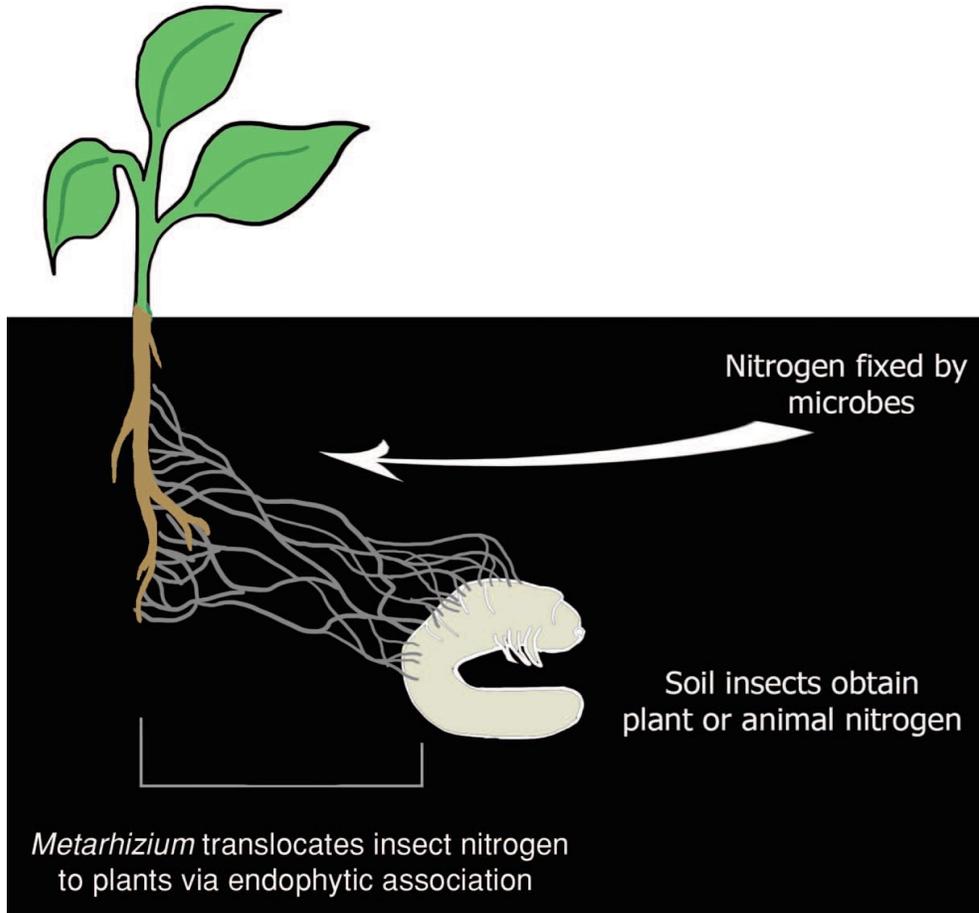


Figura 3.5. Representación de la transferencia del nitrógeno derivado de insectos a plantas, a través de una asociación endofítica. Desde el cadáver del insecto parasitado, el micelio del hongo se asocia con las raíces de la planta y entonces ocurre la translocación del nitrógeno (tomado de Behie, Xelisko, & Bidochka (2012)).

Es difícil pensar que una planta es un organismo individual; en realidad se trata de una comunidad compleja que interactúa con una gran cantidad de organismos. Además del hongo, están involucrados insectos, anélidos, nematodos, bacterias, protistas, etc. Todo parece indicar que la comunicación entre ellos genera procesos sinérgicos muy complejos que los mantienen formando relaciones sumamente estrechas. De tal forma que es muy difícil pensar que una especie evolucione de manera independiente de las demás. Este tipo de relaciones

esenciales para la vida, no pueden incorporarse a las JB. Cuando un investigador estudia determinada planta tiene que dar un enorme salto conceptual o epistemológico para asegurar que se trata de un organismo individual. No hay, en estos casos, posibilidad de una ontología basada en organismos individuales.

3.1.2 Relaciones internas entre individuos: la emergencia de nuevos individuos

Las relaciones endosimbióticas son aquellas que se llevan a cabo básicamente entre un metazoario y algunos microorganismos que habitan en su interior. Como ejemplos están el género *Pelomyxa* y las bacterias de su citoplasma; los microorganismos de los simbiosomas de los áfidos y los insectos *Psyllidae*; el microsistema dentro del sistema digestivo de las termitas, y el microbioma humano. La presencia de microorganismos dentro de otros es bastante común, lo que ocasiona que se establezca toda una serie de relaciones en estos microsistemas. La Tabla 3.1 muestra ejemplos del número mínimo de especies asociadas a algunos animales y plantas (Zilber-Rosenberg & Rosenberg, 2008).

Tabla 3.1 Número mínimo de ejemplos de especies microbianas asociadas a animales y plantas, basados en secuencias genéticas clonadas de rRNA 16S. (Tomado y modificado de Zilber-Rosenberg & Rosenberg, 2008)			
Invertebrados		Vertebrados	
Tunicados	30	Humanos (intestino)	>1000
<i>Drosophila melanogaster</i>	70	Humano (placa dental)	400
Esponja marina	1700	Bovino (sist. digestivo)	350
<i>Oculina patagonica</i> (coral)	400	Cerdo (intestino)	400
Termita	350	Reno (sist. digestivo)	700
Plantas			
Hoja de <i>Trichilla catigua</i>	600	Semillas de Abeto rojo	50
Raíces de <i>Zea mays</i>	70		

3.1.2.1 El grupo de las Archamoebae: *Pelomyxa palustris* y sus congéneres

El aparente grupo monofilético de las amibas conocido con el nombre de Archamoebae está formado, al menos, por las entameboides, las mastigomeboides, *Rhizomastix* y el género al que pertenece *Pelomyxa palustris* (Figura 3.6). Sin embargo, hay muchísimas discusiones con respecto a la forma en que están emparentados estos grupos (Zadrobílková, Walker, & Čepička, 2015) y, en particular, con respecto al género *Pelomyxa*, ya que para algunos autores se trata de diez

especies diferentes, mientras que para otros son sólo seis. Unos argumentan que se trata de un grupo monofilético; otros, polifilético; para algunos, el grupo debe de identificarse a partir de los simbiosomas que lo caracterizan, pero éstos no han sido identificados aún. Por tanto, se requiere una investigación completa de este grupo (Berdieva, Chistyakova, Miteva, Frolov, & Goodkov, 2015).

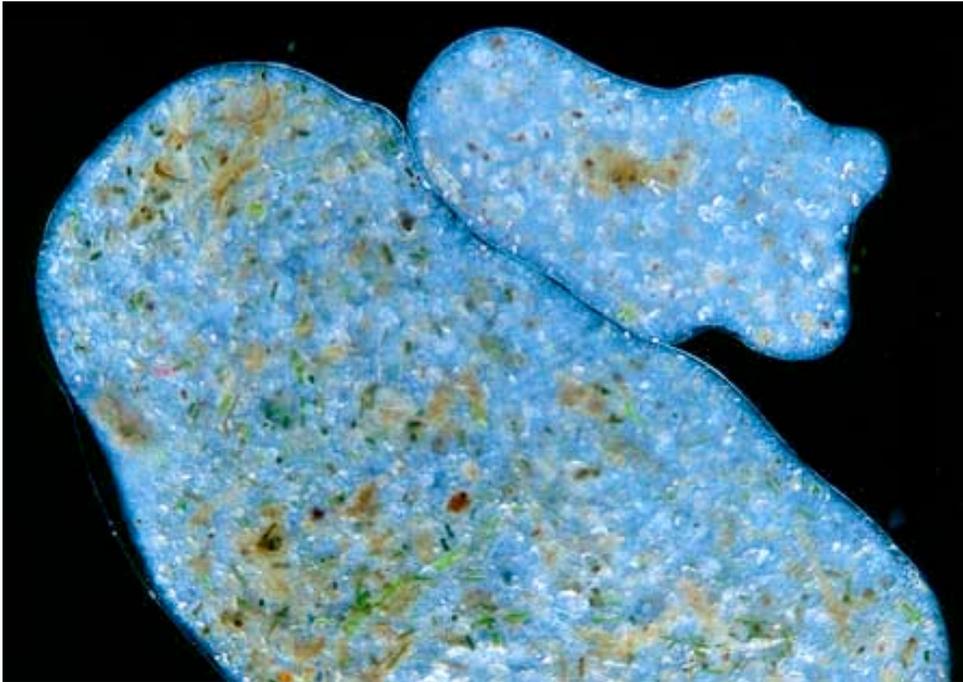


Figura 3.6. *Pelomyxa palustris*. Micrografía de contraste de fases. Tomado de: <http://www.microscopy-uk.org.uk/mag/imgsep01/pelomyxa.jpg>

Hay muy poca investigación al respecto de estos grupos, no sólo de las amibas, sino en general de los protistas. En México, por ejemplo, sólo hay estudios sobre amibas para 73 por ciento de los estados, mientras que Campeche, Coahuila, Colima, Chiapas, Durango, Tabasco, Tlaxcala, Yucatán y Zacatecas no tienen estudios. Se cree que nuestro país alberga diez por ciento de las especies de amibas del mundo. De la mayoría de las especies no se sabe si son cosmopolitas o endémicas, aunque todo parece indicar que *Pelomyxa palustris* es cosmopolita, ya que está ampliamente distribuida en el Hemisferio Norte. En México se han descrito 315 especies del grupo de las amibas (en investigaciones realizadas en los últimos 172 años), entre ellas, el género *Pelomyxa* (Gallegos-Neyra et al., 2014).

Este grupo de amibas se caracteriza por su tamaño. Fácilmente alcanzan los cinco mm, tamaño muy similar al de *Amoeba proteus*. Son organismos

multinucleados y su citoplasma está lleno bacterias endosimbióticas, gránulos refringentes y algunas vacuolas; pero no tiene mitocondrias ni aparato de Golgi. Tampoco tienen plastidios ni peroxisomas, con todo y que poseen citoesqueleto y estructuras flagelares que no utilizan para el movimiento; básicamente, se desplazan gracias a pseudópodos o lobópodos (Smirnov et al., 2005). Al parecer, sus procesos de fagocitación se llevan a cabo de forma muy lenta, por lo que tiene la capacidad de establecer relaciones simbióticas con diferentes tipos de bacterias (fagocitadas), algunas de las cuales llevan a cabo funciones muy similares a las de las mitocondrias en los eucariotas (Margulis & Dolan, 2002, p. 88-89). Habitan ambientes acuáticos sin oxígeno o con muy poco, ya sean de agua dulce o marinos. Algunos miembros de este grupo pueden vivir como comensales o parásitos de diferentes grupos de animales. En general, los individuos pertenecientes al género *Pelomyxa* viven en ambientes de agua estancada, con depósitos de limo delgado generado por la caída de hojas de árboles o restos de musgos. Usualmente, las diferentes especies de *Pelomyxa* pueden convivir en el mismo hábitat. Es común encontrar a *P. palustris* en compañía de *P. corona* y *P. stagnalis* (Chystiakova & Frolov, 2011).

Algunas especies de *Pelomyxa* no son tan grandes como *Pelomyxa palustris*, aunque poseen movimientos muy rápidos. Al menos se han descrito varias especies de este género, pero se discute mucho si efectivamente son especies distintas o, por el contrario, incluso pertenecen a familias de otros grupos. Este género es muy difícil de cultivar, usualmente, las colonias mueren después de seis meses, por lo que constantemente se requieren muestras frescas para estudios de laboratorio. Es muy común que los organismos unicelulares que viven en ambientes con bajo contenido de oxígeno establezcan relaciones simbióticas con diversos organismos, que son fáciles de observar en su citoplasma. Algunas bacterias se encuentran en bacteriosomas, pero otras generan profundas invaginaciones de la membrana celular.

El ciclo de vida de este género es polimórfico, al parecer muy complejo, y no se conoce aún de forma completa. Las células pequeñas son comunes en primavera, pero las células gigantes son más comunes en otoño. Al final del otoño, algunos individuos de la población, tienen la capacidad de formar quistes que pueden durar

hasta siete años. Los organismos simbioses se transmiten a través de los quistes dentro de una vacuola central gigante. Los quistes eclosionan al inicio de la primavera (Frolov, Chystjakova, Gudkov, & Malysheva, 2007).

Estos organismos poseen estructuras que parecen los restos de mitocondrias llamados mitosomas, los cuales llevan a cabo diversas funciones metabólicas, entre las que destacan la síntesis de proteínas de hierro-azufre. Los mitosomas pertenecen a una clase de organelos relacionados con la mitocondria (MRO), y al parecer derivan evolutivamente de la misma, en donde no sólo perdieron las crestas, sino también diversas funciones entre las que destacan el hecho de no tener DNA. En la actualidad, se cree que los MRO desempeñan funciones específicas en las células, pero no se sabe con claridad cuáles son (Mi-ichi, et al., 2015).

Estas amibas poseen diferentes bacterias en procesos de endosimbiosis. Una de las especies con las que forman simbiosis es *Methanobacterium formicicum* la cual es una arquea-metanógena (Zadrobílková, Walker, & Čepička, 2015). El resto de las diferentes formas bacterianas no ha sido identificado aún. Se sospecha que las diferentes especies bacterianas de este género podrían utilizarse para identificar la especie de la amiba; es decir, es probable que los simbioses sean especie específicos, a excepción de *M. formicium* (Frolov, Chystjakova, & Malysheva, 2011). En muchas ocasiones, las bacterias se encuentran de manera dispersa en el citoplasma, en bacteriosomas; otras veces están concentradas en vacuolas, y una pregunta abierta es si la distribución de las bacterias endosimbióticas es un criterio para identificar el estado metabólico en del organismo e incluso para identificar las especies de *Pelomyxa* (Berdieva, Chistyakova, Miteva, Frolov, & Goodkov, 2015).

No hay manera de considerar a *Pelomyxa* como un organismo individual; siempre está asociado a los microorganismos que requiere para sobrevivir: su endosimbiosis es esencial; por tanto, sus integrantes no pueden ocupar ontológicamente ninguno de los escalones de las JB.

3.1.2.2 El papel de los simbiosomas: *Carsonella* y *Buchnera*

Muchos linajes bacterianos han desarrollado asociaciones simbióticas con animales que las hospedan. En dichos casos las bacterias típicamente producen nutrientes esenciales que son raros en la dieta del hospedero, y el animal produce células especializadas (bacteriocitos) en donde las bacterias se encuentran confinadas en estructuras llamadas bacteriomas o simbiosomas. Al igual que en el caso de organelos como la mitocondria o el cloroplasto, son mantenidos continuamente y se transmiten de manera vertical, a través de generaciones de hospederos, por vía materna (Nakabachi et al., 2006, p. 89).

El genoma de una bacteria oscila en el rango de 0.58 a diez mega bases; sin embargo, es posible encontrar algunos organismos que poseen genomas muy reducidos. Un par de ejemplos de ellos son *Carsonella ruddii* y *Buchnera aphidicola* (ver Figura 3.7). Este par de seres vivos son simbiosomas de insectos, y todo parece indicar que la estrecha relación entre hospedero y huésped ocasionó la pérdida de material genético, de la misma forma en la que se sospecha que ocurrió en la mitocondria.

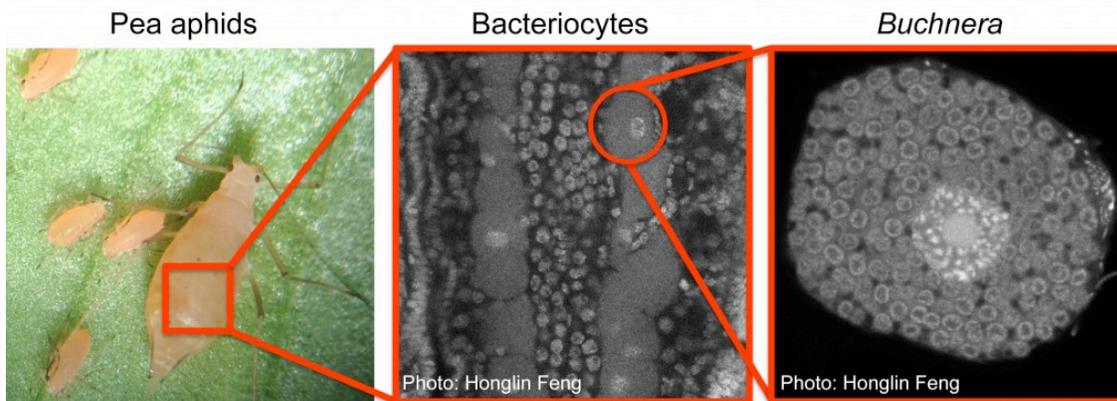


Figura 3.7. Los áfidos se alimentan de la savia de las plantas y para ello hospedan en células especializadas llamadas bacteriocitos a *Buchnera aphidicola*. Fotografía y micrografía de transporte de electrones (tomado de Duncan, 2014).

A los áfidos se les consideran plagas porque en muchas ocasiones no permiten que las plantas se desarrollen adecuadamente; algunas especies (como *Acyrtosiphon pisum*) establecen relaciones muy estrechas con bacterias como *Buchnera aphidicola*. Se trata de una relación simbiótica estricta, ya que *B. aphidicola* es incapaz de tener vida libre y el hospedero requiere de ella para desarrollarse adecuadamente: si se trata con antibióticos y la bacteria muere, el áfido se debilita

rápida y merma su reproducción (Cassone, Redinbaugh, Dorrance, & Michel, 2015). En particular esta bacteria, posee los genes de la maquinaria enzimática que son esenciales para el hospedero ya que no sintetiza diez aminoácidos. Sin embargo, *Buchnera aphidicola* ha perdido los genes para muchos procesos celulares básicos, como los involucrados en la transcripción, traducción, división celular, síntesis de fosfolípidos, recombinación, etcétera. El tamaño de su genoma es de 450 kb (lo cual incluye un plásmido de seis kb), y es una séptima parte del de *Escherichia coli*, cuyo tamaño es de 4.6 Mb. Tal reducción de material genético excluye los genes involucrados en la síntesis de aminoácidos necesarios para el áfido (Moran & Mira, 2001).

Morán & Mira (2001) aseguran que, dado que *Buchnera aphidicola* se encuentra dentro de los tejidos del hospedero, y dado que se redujo la acción de la selección natural, es muy probable que se haya perdido una gran cantidad de material genético superfluo. Dicha pérdida ocurrió muy probablemente a través de la modificación de conjuntos de genes que posteriormente fueron erosionados por deriva génica. Estos fenómenos han venido operando al parecer durante por lo menos 200 millones de años. Lo anterior significa que *Buchnera* no ha vivido de manera independiente durante todo ese tiempo.

Buchnera aphidicola tiene la capacidad de secretar simbionina, una proteína que facilita la infección por virus de las plantas, lo que a su vez permite a los áfidos alimentarse de dicha planta. Todo esto nos muestra cómo se llevan a cabo las estrechas relaciones entre el insecto, la bacteria, un virus y la planta (Pérez-Brocal et al, 2006).

Hay que recalcar que *A. pisum* puede establecer relaciones simbióticas con otras bacterias como *Hamiltonella defensa*, *Regiella insecticola*, *Rickettsiella sp.*, *Spiroplasma sp.*, *Serratia symbiotica*, etc. Es decir, el áfido requiere de las relaciones simbióticas para sobrevivir. Por ejemplo, *H. defensa* modifica su comportamiento de huida e incrementa su capacidad para sobrevivir en presencia de avispas parásitas (Lavy, Sher, Malik, & Chiel, 2015).

También *Carsonella ruddii* ha establecido una relación muy estrecha con los insectos chupadores de savia de la familia Psyllidae. Es un endosimbionte obligado,

pero su genoma es muy pequeño: sólo 159,662 bases; es decir, se trata de apenas 3.5 por ciento del genoma de *E. coli*. Aquí cabe preguntar si *Carsonella ruddi* es un organismo o parte de un organismo. Al igual que *Buchnera*, su origen se remonta a principios del período Jurásico (Nakabachi et al., 2006).

Las bacterias pertenecientes a los géneros *Buchnera* y *Carsonella* no pueden considerarse organismos individuales. No pueden sobrevivir sin su hospedero; pero poseen nombres científicos como si fueran especies independientes. Por esta razón, la única forma de ubicarlos de manera individual es mediante un enorme esfuerzo epistémico metodológico. Por supuesto, tampoco es posible asignarles un escalón en las JB.

3.1.2.3 Las relaciones simbióticas entre termitas

Todas las termitas se alimentan de lignocelulosa, el principal componente de la pared celular de las plantas leñosas. Las termitas la consumen en forma de madera viva o en algún estado de descomposición. La digestión que llevan a cabo se considera el proceso más eficiente de descomposición de madera que hay en la naturaleza, incluso mejor que el de los rumiantes. Para digerir la celulosa, las termitas poseen un microbioma muy complejo en el que participan protistas flagelados, bacterias, levaduras e incluso metanógenas (König, Li, Wenzel, & Fröhlich, 2006). Las termitas no sobreviven sin su microbioma, si se les retira siguen comiendo madera, pero no la pueden digerir y mueren de hambre (Brune, 2014). Se estima que la mitad del peso de una termita está formada por su microbioma y se han descrito 450 especies distintas de flagelados en sus intestinos (Brune & Stingl, 2006).

El sistema digestivo de las termitas se divide en intestino anterior, intestino medio e intestino posterior. La región posterior, la más compleja y diversificada en funciones, es donde se llevan a cabo las relaciones simbióticas entre diversos organismos. En cada especie de termita, el intestino posterior está adaptado de forma que responde a las necesidades del nicho que ocupa y a la relación con su microbioma. En dicho intestino se generan micro hábitats específicos para ciertos miembros de un microbioma altamente organizado, pues los organismos no se distribuyen al azar (Brune & Stingl, 2006).

La región posterior del intestino de las termitas genera un ambiente anaeróbico o con muy poco oxígeno, donde los flagelados como *Trichonympha*, *Calonympha*, *Tricerocomitus* y *Mixotricha paradoxa* establecen relaciones simbióticas con bacterias (básicamente espiroquetas) y metanobacterias para procesar la madera de forma que se genere acetato (y otros ácidos grasos de cadena corta) y se liberen hidrógeno y metano. Las bacterias pueden encontrarse como endosimbiontes dentro de los flagelados; adherirse a la superficie de los flagelados en invaginaciones muy profundas; formar biopelículas o agregados microbianos; y adherirse a la superficie epitelial del intestino.

El citoplasma es el lugar donde más bacterias hay. Las reacciones enzimáticas poseen un elevado grado de complejidad y no se han descubierto todas, porque el microbioma de cada especie de termitas es diferente e incluso hay diferencias metabólicas entre cada clase (Brune & Stingl, 2006).

Figura 3.8. Jardín fúngico en una colonia de termitas *Macrotermes natalensis* donde el hongo muestra sus cuerpos fructíferos
(tomado de: http://elementy.ru/images/news/fungus_garden_of_a_macrotermes_with_multiple_asexual_fruiting_bodies_%28no_dules%29_600.jpg)



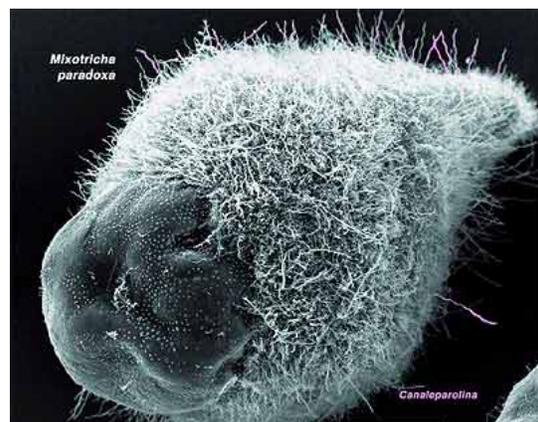
Algunas que generan procesos de ectosimbiosis con hongos, como el género *Termitomyces* (basidiomiceto), se alimentan de madera que no terminan de digerir. Las heces de esta digestión se utilizan para que se desarrolle el hongo. Las obreras recogen partes del hongo, esporas, e incluso más heces, lo mezclan y alimentan a la colonia (ver Capítulo 2).

Un problema que enfrentan las termitas es que la madera es muy pobre en nitrógeno, por lo que poseen mecanismos muy eficientes para aprovecharlo al

máximo. Aquí las bacterias simbiotas juegan un papel fundamental, porque no permiten que el ácido úrico, resultado del metabolismo de la termita, salga del cuerpo, sino que lo convierten en vitaminas y aminoácidos que pueda aprovechar de nuevo el hospedero. Además, el nitrógeno se pasa de generación en generación, a través de trofalaxis proctodélica (secreciones que son compartidas ano-boca), de tal forma que no se desperdicia casi nada. En el intestino de algunas termitas también hay bacterias fijadoras de nitrógeno (Brune A., 2014). Por tanto, las relaciones simbióticas y su elevado nivel de integración, son fundamentales para las termitas y para cada uno de los organismos involucrados. Se ha dicho incluso que la parte posterior del intestino de las termitas es en realidad un micro-ecosistema.

Mastotermes darwiniensis, una termita gigante que vive en colonias, en el norte de Australia, es la termita más primitiva que se conoce. Al parecer, es la única sobreviviente de muchas especies que estuvieron distribuidas mundialmente. Se considera una plaga formidable y en la actualidad se han abandonado muchos cultivos vegetales, sobre todo de hortalizas, porque es muy difícil erradicarla. Este organismo es muy similar a las cucarachas, y está fuertemente emparentada con ellas. Se alimenta básicamente de celulosa y tiene en su sistema digestivo un organismo que ha sido nombrado la “bestia de cinco genomas” (Margulis & Sagan, 2001): *Mixotricha paradoxa*, que tiene la apariencia de un protista ciliado, con forma de pera, tiene unos 500 μm de largo por 250 μm de diámetro.

Figura 3.9. Micrografía de *Mixotricha paradoxa*. (tomado de: http://s549.photobucket.com/user/she-who-chatters/media/Margulis_3_gross.jpg.html)



Dentro de ella conviven aproximadamente 250 mil espiroquetas (*Treponema spirochetes*) que cumplen la función de undulipodios; una gran cantidad de bacterias que tienen las mismas funciones que las mitocondrias; unas 200 bacterias en forma

de espiroquetas llamadas *Canaleporina darwiniensis*, y aproximadamente 250 mil bacterias en forma de bacilo. En este caso, pareciera que el individuo es cada ejemplar de *Mixotricha paradoxa*, pero no es tan sencillo si uno se pregunta por los organismos que forman las asociaciones con ella. Las espiroquetas y algunos bacilos están perfectamente ordenados en la membrana celular de *Mixotricha paradoxa*, y son los que le dan movimiento. Aún no se conoce la forma en la que este conjunto de organismos se comunica, pero el movimiento es altamente coordinado (König, Li, Wenzel, & Fröhlich, 2006).

Las termitas son un claro ejemplo de la importancia de las relaciones simbióticas. Cada uno de estos organismos está altamente integrado en un conjunto de relaciones ectosimbióticas y endosimbióticas sumamente complejas y sin dilucidar del todo. ¿Cuál es el lugar de las termitas en las JB? Si se toma una termita, ¿se trata de algo similar a una célula, un tejido, un órgano, un organismo individual o más a un ecosistema? Y, en el caso del termitero, ¿tenemos un organismo individual o, por el contrario, se trata de un ecosistema? Entonces, el ecosistema que contenga varios termiteros, ¿a qué tipo de organización responde? Sin embargo, lo que ocurre a las termitas, también le ocurre a todos los participantes: *Termytomices*, *Trichonympha*, *Calonympha*, *Tricerocomitus*, *Mixotricha paradoxa*, *Treponema Spirochetes*, *Canaleporina darwiniensis*, etc. Tampoco es posible establecer en qué peldaño de las JB se pueden ubicar cada uno de ellos.

3.2.1.4 El microbioma humano

El microbioma humano se refiere al enorme conjunto de bacterias que pueblan el cuerpo, principalmente la piel, todo el sistema digestivo y las áreas genitales, pero que se concentra principalmente en el colon. El número de células bacterianas del cuerpo humano es unas diez veces mayor a las del hospedero (Ackerman, 2012). Pero, si se considera el número de genes, entonces el factor es de 150 (Sankar et al., 2015, Matsen IV, 2015). Algunas investigaciones sobre secuenciación metagenómica han demostrado que el intestino de cada persona ha estado en contacto con al menos unas 150 a 160 especies de bacterias diferentes (Rodríguez et al., 2015; Lozupone, et al., 2015).

El microbioma humano se encuentra principalmente en el colon y está formado por bacterias, algunas arqueobacterias, eucariotas (como levaduras) y virus. Se considera que sólo se ha caracterizado treinta por ciento del microbioma, por lo que aún falta mucho por descubrir con todo y que es un área en la que se está llevando a cabo mucha investigación pública y privada. Además de que el microbioma cambia con base en el origen geográfico, la edad, la dieta, la ingesta crónica o no de antibióticos, etcétera. Los representantes más importantes del microbioma son las bacterias y en particular Firmicutes, Bacteroidetes, Actinobacteria, Cyanobacteria, Fusobacteria y Verrucomicrobia. La distribución de éstos organismos a lo largo del todo el tubo digestivo depende de las condiciones, por lo que no es uniforme y varía dependiendo de la zona en la que se encuentren. Las bacterias pueden pasar de cien a mil por mililitro en el estómago, a billones por mililitro en el colon. Hay que subrayar que la región en donde menos se ha estudiado el microbioma es la del intestino delgado (Lozupone et al., 2015).

El microbioma se establece por el tipo de nacimiento (cesárea o parto natural), el tipo de dieta (leche materna u otra) y otros elementos ecológicos, entre los que se incluye, de manera muy importante, el que el infante tenga contacto con heces propias, de otros miembros de la familia, e incluso de animales, ya que las heces pueden llegar a contener hasta cien mil millones de células por gramo (de Vos, 2015). Usualmente se estabiliza a la edad de los tres años, y así se puede mantener por algún tiempo. Este proceso de estabilización es muy importante porque cuando ocurre que alguna especie comienza a ser dominante (por ejemplo, *Lactobacillus reuterii*, *Staphylococcus aureus*, *Escherichia coli*) por alguna razón medioambiental, con respecto a otra que deja de serlo (*L. casei*, *L. paracasei*, *Bifidobacterium*, *Lactobacillus plantarum*) se desarrolla alguna enfermedad (Sankar et al., 2015).

La estabilidad y la capacidad de resiliencia del microbioma puede estar comprometida por el uso indiscriminado de antibióticos, infecciones bacterianas, estilos de vida, cirugías, dietas a largo plazo y la relación que establecen las

mucinas¹⁴ con las bacterias del colon (Rodríguez et al., 2015). Muchas enfermedades asociadas al microbioma en poblaciones de migrantes se presentan a partir de la dieta del nuevo ambiente, no de la dieta de origen. Aún es materia de discusión la forma en que inciden las tradiciones o la dieta a largo plazo, en particular de los ancianos (Lozupone et al., 2015).

Tabla 3.2. Funciones que desempeña el microbioma en el cuerpo humano (Sommer & Bäckhed, 2013).
1. Juega un papel fundamental en la absorción de los nutrientes en el intestino.
2. Dificulta el desarrollo de infecciones.
3. Las propiedades que desarrolla la capa de mucosidad del intestino depende del tipo de bacterias que interactúan con el hospedero.
4. Maduración del sistema inmune: Induce el desarrollo de estructuras linfáticas como los parches de Peyer, además de modular la diferenciación de las células.
5. Lleva a cabo la regulación de la secreción de mediadores del sistema inmune.
6. Expande la capacidad de procesamiento bioquímico.
7. Facilita el metabolismo xenobiótico.
8. Lleva a cabo la síntesis de metabolitos básicos como vitaminas.
9. Proporciona los elementos necesarios para el control de la proliferación celular.
10. Lleva a cabo el control del desarrollo del intestino o de otros órganos influyendo en la angiogénesis.
11. Facilita la modulación de la permeabilidad en el tracto gastrointestinal.
12. Homeostasis del tejido óseo.
13. Modula el dolor, la inflamación y evita el desarrollo de carcinogénesis.
14. Está involucrado en el desarrollo o no de obesidad por parte del hospedero.
15. Está involucrado en la regulación del comportamiento, llevando a cabo disminución o incremento de ansiedad, lo cual a su vez establece una relación directa con la interacción con el depredador.
16. Regula la conectividad sináptica.

Los organismos que integran el microbioma del colon se distribuyen en biopelículas o (ambientes anaeróbicos y resistentes a estresores ambientales) en donde cada bacteria tendrá su propio estado metabólico (ver Capítulo 4). Estos biofilms se pueden adherir tanto a trozos de fibra vegetal, a gránulos de almidón u otro tipo de restos de fibras de colágeno que se encuentren en el colon, y en cada una la composición del biofilm será diferente (Xu & Gordon, 2003). Estos biofilms se

¹⁴ Las mucinas son el conjunto de proteínas que forman una capa de moco en el sistema digestivo. Se han reconocido 22 de ellas y según la preponderancia de cada una, es el tipo de bacterias que colonizan determinado tejido.

adhieren a las células intestinales con las que establecen comunicación a partir de diferentes tipos de metabolitos. También se vinculan a las mucinas generando un sistema altamente dinámico, dado que la mucosa intestinal está creciendo constantemente y está vinculada a las especies de bacterias involucradas (de Vos, 2015).

El microbioma humano juega un papel fundamental en la adaptación al medio ambiente ya que hay una muy estrecha relación entre los microorganismos y el hospedero. Por ejemplo, el microbioma permite la maduración del sistema inmune, protege en contra de agentes patógenos, libera energía y moléculas como vitaminas del alimento, fermenta algunos de los carbohidratos que no se pueden digerir.

Las enfermedades asociadas a problemas en el microbioma son tan diversas como obesidad, diabetes tipo dos, colon irritable, enfermedades autoinmunes, asma, piedras en el riñón, periodontitis, psoriasis e incluso depresión y esquizofrenia (Morgan, Segata, & Huttenhower, 2013; Xu & Knight, 2015). La relación es tan estrecha que en la Tabla 3.2 se puede ver una lista de los procesos en los que interviene el microbioma humano.

El nivel de individuo u organismo en las JB es el nivel en el que se integran la mayor parte de las teorías de las Ciencias Médicas y Biológicas. Durante mucho tiempo se asumió que era la unidad individual. Es quizá el peldaño más importante, pero hoy ya no podemos ignorar que la fisiología (y no sabemos hasta qué punto su comportamiento) está mediada por su microbioma. Las personas han dejado de ser individuos para convertirse en estructuras complejas como los ecosistemas. Los metazoarios han dejado de ser las “islas fisiológicas” de antaño y, por el contrario, en realidad se trata de holobiontes. El holobionte no tiene cabida en ninguna de las JB. No hay forma de integrarlo, lo cual es sumamente paradójico porque, en realidad, el individuo que antes fue el centro de integración de las JB, no puede ahora estar en ninguna de ellas.

3.2 El individuo como holobionte: su construcción a través de la sintrofia

La sintrofia se refiere a la capacidad de los microorganismos de degradar una sustancia a lo largo de una cadena de metabolitos, dependiendo del tipo de

metabolismo que lleven a cabo. Un ejemplo de esto es la degradación metanogénica de los compuestos orgánicos para liberar metano y bióxido de carbono. Lo que un organismo desecha es lo que el siguiente utiliza para su propio metabolismo. Cada uno vive de los productos de desecho del vecino; así, diversos microorganismos de diferentes especies forman una cadena metabólica: de esta manera se construye el holobionte (Dolfing, 2014).

Este tipo de acoplamientos metabólicos son muy comunes en la degradación de compuestos cíclicos de carbón con nitrógeno, azufre, etcétera. Un ejemplo de este tipo de asociaciones es la que presentan *Methanobacillus omelianski*, quien fermenta el alcohol para producir acetato e hidrógeno, mientras que *Methanobacterium bryantii*, utiliza el hidrógeno liberado para reducir el bióxido de carbono a metano (Morris et al., 2013). Por tanto, la sintrofia es un tipo de relación simbiótica en la que los organismos cooperan, particularmente en ambientes pobres en oxígeno como ocurre con el microbioma intestinal humano y el de las termitas.

La forma en que para López-García y Moreira (2002) se habría construido la célula eucariota parte de una sintrofia entre metanógenas y células proteobacterianas en ambientes pobres en oxígeno. La relación fue cada vez más estrecha, hasta que las membranas de las células dejaron de separarlas y hubo intercambio de citoplasmas. Poco a poco, las características de las metanógenas se irían perdiendo. Posteriormente, con otro tipo de sintrofia se llevaría a cabo la reclutación de las células que darían origen a las mitocondrias (López-García & Moreira, 2002).

Aunque el origen de la célula eucariota no se ha esclarecido, se sabe que la sintrofia ha jugado un papel muy importante en el desarrollo de los microbiomas de infinidad de organismos entre los que se ubica el ser humano. La sintrofia es un mecanismo que utilizan también los líquenes y las micorrizas.

Si ampliamos un poco nuestra visión, en realidad, todos en el planeta están involucrados en los ciclos biogeoquímicos como autótrofos o heterótrofos. Por tanto, la sintrofia se encuentra en el corazón de la vida misma. Es una propiedad esencial de los seres vivos y debería de dejar de tener un papel anecdótico en la Biología

para incorporarse en las discusiones sobre la naturaleza de la vida. Tampoco la Filosofía de la Biología ha dado cuenta de ella.

En la Tabla 3.3 se enlistan algunas relaciones simbióticas y lo que aportan en la adaptación del hospedero. En la mayoría de los casos dichas relaciones cada vez se hacen más estrechas a través de la sintrofía, hasta el punto en el que los organismos pierden su individualidad morfológica (como en los líquenes) e incluso genética como en *Carsonella* y *Buchnera*. En este sentido pareciera que la idea de un organismo individual autónomo e independiente se desvanece.

La noción de holobionte (el conjunto formado por un organismo multicelular y todos sus organismos asociados) se convierte en un reto para las JB, ya que esto debería de cambiar la percepción de lo que es un organismo individual. Esto tiene diversas implicaciones que juegan un papel decisivo en la forma en la que percibimos a los seres vivos. Por ejemplo, es claro que los organismos no poseen homogeneidad genética y que la noción de genoma debería reformularse por la de hologenoma.

En los estudios sobre el desarrollo (por ejemplo) de los metazoarios, será importante tomar en cuenta el papel que desempeñan las comunidades bacterianas, lo cual a su vez nos cuestiona sobre lo que es propio o ajeno desde el punto de vista inmunológico. Por todo esto, quizá el holobionte es lo que debería de ser considerado como la unidad de selección (Gilbert, 2014).

El proceso de adaptación biológica no sólo ocurre entonces con respecto al medio ambiente físico, sino también con respecto a los organismos involucrados; es decir, si dos organismos han establecido relaciones simbióticas a lo largo del tiempo, ambos desarrollarán estrategias adaptativas para la presencia del otro. Esto implica que co-evolucionarán, lo cual reforzará el proceso adaptativo (Dimijian, 2000).

Zilber-Rosenberg & Rosenberg (2008) proponen que la unidad de selección evolutiva debería ser el hologenoma. La evolución del holobionte estaría dada por la modificación genética de cualquiera de los organismos que lo integran.

El problema con esta perspectiva es que en todo momento sugiere que el holobionte es un metazoario o una planta superior; pero la diversidad de organismos es mayor. Por su parte, Booth (2014) asegura que la Teoría de la Evolución debería

de asumir que la unidad de selección es el holobionte. Situación que plantea el problema de que no es posible conocer el linaje de cada uno de los organismos que integran al holobionte, por lo que se requieren modelos con pluralismo y más complejos.

Tabla 3.3. Contribución adaptativa de los simbioses a los holobiontes y modos de transmisión. (Tomado y modificado de Zilber-Rosenberg & Rosenberg, 2008)		
Holobionte: Microbiota	Contribución adaptativa de los microorganismos	Modo de transmisión de los microorganismos
En general		
Eucariotas: mitocondria	Respiración	Herencia citoplásmica
Plantas: cloroplastos	Fotosíntesis	Herencia citoplásmica
Invertebrados		
Áfidos: <i>Buchnera</i>	Aminoácidos esenciales	Vía bacteriocitos en los huevos
Áfidos: Otros endosimbiontes	Crecimientos a altas temperaturas, resistencia a parásitos	Vía bacterias intracelulares y el medio ambiente
Termitas: microbiota en intestino	Carbón y energía; metabolismo del nitrógeno	Heces de las termitas adultas con las que alimentan a larvas
Artrópodos y nemátodos: <i>Wolbachia</i>	Fertilidad y determinación del sexo	Transmisión intracelular a través del citoplasma del huevo
Chinche: <i>Burkholderia</i>	Utilización de alimento más eficiente	Transmisión específica a través del medio ambiente
Glándula nidamental del calamar: microbiota	Protección de huevos y embriones de patógenos	A través de los huevos que surgen de la glándula
Órgano de luz del calamar: <i>Vibrio fischeri</i>	Camuflaje contra depredadores	Del medio ambiente
Corales: microbiota	Fotosíntesis, alimento, fijación de nitrógeno, fijación de calcio, protección contra patógenos	Del medio ambiente y por reproducción vegetativa
Esponjas: microbiota	Descomposición de polímeros complejos, reciclamiento del nitrógeno, protección en contra de patógenos	Del medio ambiente y por transmisión posible del padre
Vertebrados		
Estómago de la vaca: microbiota	Provee las necesidades nutricionales a partir de la celulosa	Mediante contacto físico con padres y por alimentos contaminados con heces o esputo
Estómago de la ballena: microbiota	Provee las necesidades nutricionales a partir de la quitina y otros complejos orgánicos	Contacto físico con la madre
Intestino humano: microbiota	Protección en contra de patógenos, estimulación del sistema inmune, angiogénesis, síntesis de vitaminas, ruptura de fibras, acumulación grasas	Del medio ambiente y por contacto físico
Plantas		
Plantas terrestres: micorriza	Protección en contra de patógenos, aumenta el área de hidratación, provee minerales del suelo	A través de las semillas en el suelo y por reproducción vegetativa
Plantas no fotosintéticas-hongos (orquídeas)	Provee de minerales del sustrato y compuestos orgánicos de otras plantas	Al caer las semillas al suelo y por reproducción vegetativa
Leguminosas: <i>Rhizobium</i>	Fijación de nitrógeno	Del suelo circundante
Plantas: rizobacterias que promueven el crecimiento	Protección contra patógenos, metabolismo del nitrógeno, aceleración de mineralización, tolerancia a la sal	Del suelo circundante
Arroz: <i>Azoarcus</i>	Fijación del nitrógeno	Del suelo circundante

La Teoría de la Evolución intenta explicar la vida, y no sólo los organismos pluricelulares. No hay que olvidar que la mayor parte de la biomasa del planeta está formada por microorganismos que son los que han conquistado la mayor cantidad de hábitats y nichos. Llevan a cabo un sinnúmero de destrezas enzimáticas; su metabolismo es mucho más diverso que el de los organismos pluricelulares, e incluso llevan a cabo muchos de los procesos metabólicos de estos últimos. Pero se cree que por cada microorganismo debe haber al menos diez virus o fagos con capacidad de parasitarlo (ver Capítulo 7; Duncan et al., 2013).

Tradicionalmente, en las tareas de conservación de los ecosistemas se han establecido especies denominadas clave. Se trata de especies que tienen un efecto desproporcionado en el ecosistema, independientemente de su biomasa o su abundancia. Algunos ejemplos son la estrella de mar *Pisasterk*, la nutria *Enhydra lutris*, y el castor canadiense. Sin embargo, ¿qué pasaría si los biólogos se preocuparan más en cuidar a las especies de microorganismos y en particular las relaciones simbióticas? Por ejemplo, los corales juegan un papel decisivo en la construcción de ecosistemas marinos, pero lo decisivo es la relación simbiótica que establecen con el dinoflagelado *Symbiodinium*, sin el cual los depósitos de calcio y, por consiguiente, la construcción de arrecifes, se verían sumamente disminuidos. Este dinoflagelado llega a fijar 900 gramos de carbón por metro cuadrado al año en forma de carbonatos. De esta manera, los arrecifes fijan alrededor de cien millones de toneladas de carbón cada año. Se sabe que un coral sano es aquél que posee las relaciones simbióticas más robustas, no aquél que tiene una mayor cantidad de individuos (Zook, 2002).

Otros ejemplos son los líquenes y las micorrizas. Los líquenes llegan a constituir hasta ocho por ciento de la flora total del planeta y juegan un papel fundamental en la fijación del nitrógeno en la tundra y en el bosque lluvioso tropical. Además, son alimento de organismos que, como *Rangifer tarandus* (reno), bajo ciertas circunstancias, sólo encuentran líquenes como sustento.

Se cree que las micorrizas constituyen el porcentaje más alto de biomasa en cualquier hectárea de bosque. Por lo que se asume, que lo que genera la distribución de las plantas es su capacidad para generar micorrizas desde hace al menos unos

400 millones de años, lo cual indica que sin micorrizas seguramente el desarrollo de las plantas se vería fuertemente limitado. Como nota al margen, podríamos mencionar que hasta el momento no se conocen esfuerzos de conservación que involucren a las micorrizas o al orden de los hongos Glomales (Zook, 2002).

Como ya se señaló, la simbiosis es una propiedad esencial de los seres vivos con todo y que muchas veces se desdeña su papel en los procesos evolutivos o ecológicos:

La invasión de la tierra por las plantas y todas sus consecuencias fue posible gracias a la simbiosis entre hongos y algas. La base de la pirámide trófica en los ecosistemas terrestres es la celulosa, cuya utilización depende de la simbiosis entre los animales y las bacterias. El papel de los virus como ingenieros genéticos naturales apenas ha sido investigado. El rechazar esto como insignificante en contraste con las adaptaciones menores que son numéricamente dominantes, y son las que proveen el sustrato para el pensamiento neodarwinista es una proeza enorme de anti-intelectualismo (Reid, 1989, p. 1138).

La simbiosis como una propiedad fundamental y esencial de los seres vivos ocasiona que se desdibuje la categoría de organismo individual. Tanto la Biología como la Filosofía de la Biología requieren voltear su mirada hacia las relaciones simbióticas. Cada vez hay más investigaciones, pero aún falta mucho por hacer. Quizás en este tipo de procesos encontremos algunas soluciones a problemas como la obesidad o la conservación.

Capítulo 4. Problemas en la jerarquía de niveles: las biopelículas

Si el mundo en que habitamos es realmente un mundo microbiano, entonces muchas de las formas filosóficas estándar en las que concebimos los fenómenos biológicos y cómo se investigan tendrán que ser repensadas.¹⁵

Hasta ahora las JB no han podido dar cuenta de organismos gigantes, de organismos que se agregan para formar conglomerados en colonias que se comportan como si se tratara de organismos complejos ni de la enorme cantidad de relaciones simbióticas que hacen que algunos organismos no puedan vivir de manera independiente.

Las asociaciones entre organismos plantean un problema más profundo, ya que no sólo son muy diversas, además son muy comunes y versátiles. Un ejemplo de este tipo de asociaciones entre microorganismos, se revisó en el Capítulo 3, donde se abordan las relaciones entre hongos y algas (y cianobacterias) para formar líquenes. Se comenta que los líquenes no tienen unidad morfológica y que no hay posibilidad de establecer con claridad qué es un individuo o una población.



Figura 4.1. Un biofilm bacteriano (en verde) sobre una superficie (foto: Janice Haney Carr / CDC / Leah Lowrey, Michael Smith; tomado de: <http://noticiasdelaciencia.com/not/3475/manipular-las-comunicaciones-entre-bacterias-un-modo-de-controlar-los-biofilms/>)

¹⁵ O'Malley, M. *Philosophy of Microbiology*. Cambridge, UK: Cambridge Univ Press. (2014), pág. 2

Este problema se aplica también a la enorme cantidad de asociaciones de microorganismos que hay en la naturaleza. En la Tabla 4.1 se enlistan las diversas formas en que se pueden formar asociaciones, de las cuales las biopelículas son las que más se han estudiado.

A las biopelículas no hay forma de colocarlas en ninguna de las JB. Los procesos que llevan a cabo, sugieren que deberían de existir peldaños por fuera de las JB, si es que queremos incluirlos. A continuación, se discutirán algunas de sus características, con el fin de demostrar que no se puede mantener el compromiso ontológico de las JB.

4.1 El surgimiento de un nuevo nivel ontológico: las biopelículas

Las biopelículas son comunes en la naturaleza y están en todas partes (ver Figura 4.1). Están formadas por grandes cantidades de microorganismos de una sola o de varias especies, que conviven y establecen comunicación entre ellas. No son agrupaciones que se formen al azar sino estructuras altamente organizadas que obligan a que cada célula tenga funciones específicas y un estado metabólico determinado.

Las biopelículas no son organismos individuales porque no existe una unidad funcional que las defina y, en algún momento del ciclo vital, las células que las integran pueden vivir de manera independiente. Además, dado que están integradas por microorganismos de diferentes especies, tampoco son una población. Es por todo esto que no pueden ubicarse en las JB, pero como es un tipo muy importante de organización de la materia viva, debería de haber forma de incluirlas, al menos en un peldaño por afuera de dicha jerarquía.

Las biopelículas están formadas por bacterias cooperadoras que establecen consorcios altamente estables, esenciales para degradar sustratos complejos. Son comunidades protegidas, dentro de las cuales las bacterias pueden alcanzar su máximo potencial para el reciclaje de nutrientes a través de metabolismo coordinado. Ello al parecer permite que sean muy estables y muy resistentes a los péptidos antibacterianos, a los antibióticos e incluso al ataque por amibas.

4.1.1 Descubrimiento de las biopelículas

Algunos autores señalan que Anton van Leeuwenhoek (1632-1723) fue el primero en dar cuenta de éste tipo de organización, al observar microorganismos en algunas piezas dentales (Nazar, 2007; Percival, Knottenbelt, & Cochrane, 2011). Otros autores (O'Toole & Ghannoum, 2004) aseguran que las biopelículas se han venido estudiando sólo desde hace unos ochenta años, asociadas a su desarrollo en algunas tuberías y artefactos médicos, y fue después que se descubrieron en ambientes de vida libre.

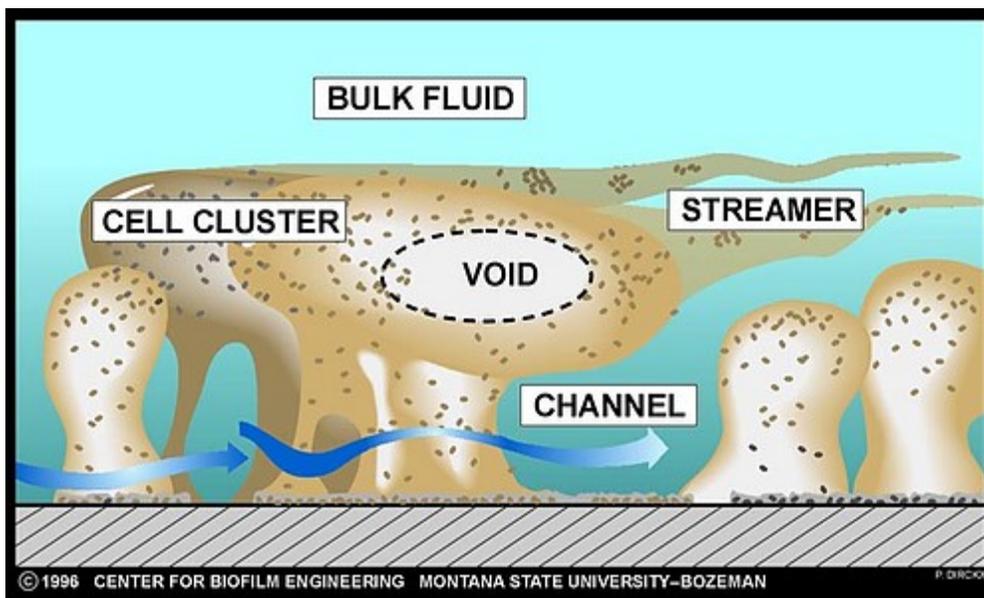


Figura 4.2. Estructura típica de una biopelícula. Se distingue el grupo de células (*cell cluster*), los canales (*channel*), las cintas que permiten la liberación de organismos planctónicos (*streamer*) y un espacio vacío sin células (*void*) (tomado de: <https://www.biofilm.montana.edu/files/CBE/images/BiofilmWbWithLabels.preview.jpg>)

Desde la década de 1930, se habían hecho estudios sobre algunos microorganismos que crecían mejor sobre ciertas superficies. Algo muy sorprendente es que la mayor parte de la investigación con microorganismos se ha llevado a cabo con organismos planctónicos (es decir de vida libre, no asociados); sin embargo, la mayor parte de los microorganismos en la naturaleza se encuentra formando asociaciones de muy diversa índole y, en particular, biopelículas. Durante 150 años se ha estudiado el fenotipo menos común que es el planctónico, y se ha ignorado el fenotipo *biofilm* (O'Toole & Ghannoum, 2004).

En la década 1970, William Characklis, estudiando lógamo en instalaciones industriales de agua, descubrió su resistencia al cloro y a otros desinfectantes. A finales de esa década, Bill Costerton demostró que las bacterias formaban agrupaciones en una matriz de glicoproteína; pero sólo con el advenimiento del microscopio electrónico se pudo descubrir cómo se integran las biopelículas. Mucha de esta investigación se ha llevado a cabo a partir de muestras tomadas de instalaciones industriales, donde se observó que se trataba de varias especies que convivían en un ambiente formado por polisacáridos (Nazar, 2007).

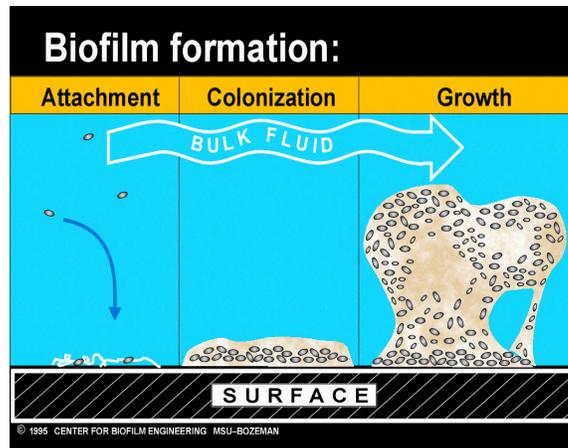
Los avances que permitieron incrementar la investigación fueron el análisis de material genético, tanto de los organismos como de la matriz extracelular, y la microscopía confocal (Kokare et al., 2009).

Tabla 4.1 Diferentes tipos de agregados microbianos. (Tomada de Wimpenny, 2000, p. 2)	
Biopelícula o biofilm	Comunidad de microorganismos unidos a una superficie que se encuentran en una frontera. La mayor parte de las veces entre un líquido y un sólido. Generan una matriz formada por sustancias poliméricas extracelulares (EPS) que les brinda protección, adhesión y les facilita las interacciones celulares.
Colonias bacterianas	Grupo de organismos en una superficie de la que usualmente se alimentan. Muestran patrones específicos de crecimiento a través de la clonación, incluso a partir de una sola célula. Las formas celulares son muy limitadas y tienen heterogeneidad espacial y temporal.
Flóculo de tratamiento de aguas	Comunidad de organismos vagamente asociados sin simetría y con heterogeneidad espacial y temporal.
Gránulos de digestores aeróbicos	Formación microbiana simétrica radialmente organizada que muestra diferenciación espacial y cooperación metabólica con el fin de llevar a cabo la oxidación de sustratos, generando al final metano.
Sistemas asociados a comida (granos de Kefir)	Comunidades organizadas radialmente de forma irregular con bacterias productoras de ácido láctico y levaduras en EPS.
Nieve marina	Asociaciones débiles de microorganismos con detritos orgánicos
Bolas de micelio	Micelios entrelazados fuertemente generados en las fermentaciones fúngicas gracias a condiciones estrictas de crecimiento. Simétricas radialmente, espacialmente heterogéneas, anóxicas en el centro.
“Wolf-packs”	Asociaciones de bacterias móviles en enjambre que a través de señales dependientes de la densidad, interactúan y se alimentan rodeando y digiriendo detritos orgánicos y otros microorganismos.
Películas	Estructuras en dos dimensiones que se forman en la superficie de los líquidos. Neuston.
Comunidades de algas en esteras. Estromatolitos	Sistemas en capas que dependen de la luz del sol. Su densidad es variable.

Algunos biofilms se descubrieron cuando al investigar el contenido microbiano del rumen de las vacas, las bacterias ahí encontradas resultaron completamente diferentes a las cultivadas en laboratorio. Sin embargo, el impulso definitivo de la investigación de las biopelículas en la Medicina, a partir de 1980, fue descubrir que

los pulmones de pacientes con fibrosis quística desarrollaban biopelículas resistentes a terapias con antibióticos, y se encontró que crecían en los instrumentos utilizados para realizar la diálisis.

Figura 4.3. Parte del ciclo de formación de las biopelículas. Del lado izquierdo, acoplamiento a la superficie, en medio, colonización y a la derecha crecimiento. La flecha muestra el sentido de la corriente de agua (tomado de: <http://www.uweb.engr.washington.edu/images/research/biofilmtutorial.JPG>)



4.1.2 Inclusión de las biopelículas en el paradigma de la jerarquía taxonómica

No existe una definición de biopelícula, ya que son muy diversas, y pueden estar integradas por organismos de una sola especie (población) o por individuos de diversas especies (ecosistemas). Por esta razón no hay cómo integrarlos en las JB (ver Figura 4.1). No poseen unidad funcional; no hay posibilidad de identificar algún organismo individual, pero poseen su propio ciclo de vida y responden como un todo ante los desafíos del medio ambiente. Tienen una serie de propiedades que las mantienen como un todo cohesionado, incluyendo la comunicación entre sus miembros, de manera que presentan comportamiento metabólico coordinado, e incluso comparten material genético de manera extensa. A continuación, se plantean algunas formas de aproximación a este tipo de organismos a partir de la forma en la que han sido clasificados.

4.1.2.1 Clasificación de los agregados de microorganismos

Donlan (2002) definió a las biopelículas como:

Una comunidad microbiana sésil, caracterizada por células que están adheridas irreversiblemente a un sustrato o interfase, o unas con otras, encerradas en una matriz de sustancias poliméricas extracelulares que ellas han producido, y exhiben un fenotipo alterado en relación con la tasa de crecimiento y transcripción génica.

Pero, no hay algún tipo de estandarización al respecto. Por ejemplo, en la Tabla 4.1 se encuentra un listado de los diferentes tipos de agregados de microorganismos que se han estudiado. Los microorganismos se pueden asociar de muy diversas formas, y ésta clasificación no tiene fronteras completamente definidas, ya que, por ejemplo, el caso de la digestión de bovinos de partículas de celulosa, para algunos se trata de un biofilm, y para otros de un agregado de microorganismos (Wimpenny, 2000).

Usualmente se les encuentra en la frontera entre un medio líquido y un medio sólido. En la Tabla 4.2, se observan los diferentes tipos de biofilm dependiendo del tipo de interfase en la que se encuentren los microorganismos. De acuerdo a esta clasificación, los líquenes podrían ubicarse en esta clasificación ya que para algunos autores son también un cierto tipo de biofilm, sólo que, en este caso, la interfase es entre un medio sólido y un medio gaseoso.

Tabla 4.2 Clasificación de las biopelículas dependiendo de la interfase en la que se formen (Wimpenny, 2000, 3 p)	
Interfase	Biofilm
Sólido – Líquido	La mayoría de las biopelículas: epiliton, prótesis médicas, interior de tuberías, casco de los barcos, instalaciones marinas, superficies dentarias y mucosas epiteliales.
Gas – Sólido (expuesto a líquidos)	Colonias bacterianas, comunidades de mixobacterias, líquenes, filtros biológicos, biofilms de superficie con nutrientes en fase gaseosa.
Gas – Líquido	Neuston, producción de penicilina y ácido cítrico a través de fermentaciones fúngicas tradicionales.
Líquido – Líquido	Oxidación de hidrocarburos en aceite, crecimiento en algunas emulsiones de alimentos.
Sólido – Sólido	Comunidades endolitotróficas o estromatolitos.

Existen otras formas en las que se pueden clasificar: por el tipo de superficie donde se generan (infraestructura industrial, material médico, superficies orgánicas, piezas dentales); por la cantidad de mineralización o el tipo de minerales que involucrados; por la susceptibilidad a antibióticos o desinfectantes...

4.1.2.2 Relaciones ecológicas y simbiosis de las biopelículas

En las rocas de los ríos altos de agua corriente de Montana y Alberta se encontraron, mediante diferentes técnicas, pocas bacterias planctónicas (ocho a veinte células por ml); pero en las rocas la cantidad de bacterias iba de 5×10^6 a 1×10^8 bacterias por

cm². Cualquier superficie puede, en presencia de agua corriente, ser colonizada en menos de treinta minutos. Es decir, las bacterias planctónicas son superadas en un factor que va de mil a un millón por las bacterias de las biopelículas.

Las bacterias en las biopelículas son mucho más resistentes a las terapias llevadas a cabo con antibióticos, ya que pueden soportar dosis hasta mil veces más grandes que sus contrapartes planctónicas, con todo y que los antibióticos entran muy fácilmente a la matriz extracelular (Costerton, 2004).

Las biopelículas en los cuerpos de agua son muy importantes desde el punto de vista ecológico, ya que son esenciales para el reciclaje de nutrientes como el fósforo y el nitrógeno; además de que son lugares donde ocurren, principalmente, la producción primaria y la fijación de carbón y nitrógeno. Se sabe que las biopelículas formadas con cianobacterias o con algas son la fuente principal de alimento de los organismos bentónicos en los cuerpos de agua. Las biopelículas formadas por detritívoros también son una gran fuente de carbono para las larvas de muchos organismos (Lear et al., 2012).

Las biopelículas son comunidades de microorganismos sumamente complejas con interacciones extremadamente diversas, pero con una importancia enorme, no sólo desde el punto de vista médico o industrial, sino también desde el punto de vista ecológico. Son quizá la forma primordial de organización de los seres vivos. Son esenciales para la integración de la rizosfera en el desarrollo, crecimiento y maduración de la mayoría de las plantas, así como en la integración de los líquenes que son los primeros formadores de suelo y constituyen ocho por ciento de la cubierta vegetal del planeta. También son muy importantes en la generación y organización del microbioma en el intestino humano. Sin embargo, no podrían jugar un papel tan importante si no fuera por las relaciones simbióticas que establecen entre ellas.

4.2 Organización general de las biopelículas: individuos sin fronteras definidas

Las primeras características descubiertas de las biopelículas fueron que las células que las integran se encuentran vivas, están metabólicamente coordinadas y son fuertemente resistentes a los agentes antibacterianos moleculares, como péptidos y

anticuerpos, a la infección por virus, como los bacteriófagos y al ataque de células, como amibas y fagocitos (Donlan, 2002).

Lo anterior las hace aparecer como organismos que no poseen fronteras definidas, como objetos difusos, y las coloca en una situación difícil en las JB. Al parecer, un biofilm es un conjunto de organismos que vive de manera coordinada, modificando su material genético en forma amplia y constante, y mostrando patrones de cooperación entre sus integrantes. Eso inaugura una “nueva forma de vida” que la Biología no tenía contemplada previamente.

4.2.1 Organización como organismos: construcción de señales y símbolos entre entidades

La transferencia genética de las biopelículas se lleva a cabo de forma bastante común horizontalmente, y se ignora el papel que juega como fuerza de la evolución en los mundos microbiológicos, ya que configura los procesos de transformación, conjugación y transducción (Cvitkovitch, 2004). Existe un aspecto muy importante que se ha denominado percepción de quorum (*quorum sensing*, QS), que es el conjunto de señales que intercambian las células en un *biofilm*, ya sea que esté integrado por bacterias al parecer de muy diferentes especies. La sensibilidad al quorum se lleva a cabo por una gran cantidad de moléculas diferentes (lactonas, por ejemplo), y su función es indicar a las células la densidad de integrantes en el *biofilm* con el fin de que puedan dar una respuesta coordinada (de Kievit, 2009; Brackman & Coenye, 2015; Sakuragi & Kolter, 2007).

En la mayor parte de los textos sobre *biofilms* se asegura que las bacterias utilizan señales para dar origen a respuestas complejas y coordinadas, pero esto no siempre es así. Hay algunas ocasiones en las que es posible observar que aparecen algunas mutaciones en las que al parecer algunas bacterias presentan un comportamiento que se aleja de la cooperación y parece que sólo buscan el beneficio individual. A estas mutaciones se les ha llamado engaño (“*cheat*”, Popat et al., 2012).

Por ello, es posible generar modelos de altruismo y competencia dentro de las colonias de bacterias. En dichos modelos la generación de la matrix extracelular

(EPS) se convierte en un "bien público", un producto que es costoso de producir, pero, que beneficia a la colonia. Algunos ejemplos de mutaciones que "engañan" son aquellas en las que el individuo deja de producir EPS y se mueve a la superficie de la colonia con el fin de tener acceso a mayor concentración de oxígeno. Cuando se generan muchos organismos con la mutación, se generan huecos que ocasionan que la matriz se hunda en el líquido anóxico, produciendo la muerte de la colonia. Algunos experimentos han encontrado resultados que contradicen lo anterior, ya que, en condiciones experimentales, cuando se hacen crecer organismos "salvajes" cooperadores (sin mutación) en presencia de mutantes "engañadores", se ha visto que los cooperadores rápidamente envuelven y neutralizan el efecto de los engañadores. Claro que esto depende de las condiciones en las que esté creciendo la colonia, porque si se modifica algún parámetro, la relación engañadores-cooperadores se ve alterada (Goldstone et al., 2012).

Las plantas utilizan las señales de quorum (QS) de la rizosfera para generar *biofilms* específicos; es decir, algunas de ellas tienen la capacidad de secretar las mismas sustancias que las bacterias para el QS (lactonas, p. ej.), lo cual recluta a las bacterias de ciertas especies con el fin de formar relaciones simbióticas muy precisas y evitar a bacterias patógenas. En la rizosfera la planta genera una gran cantidad de exsudados que las bacterias utilizan como fuentes de carbón. A partir del control de las biopelículas se genera una compleja red de interacciones entre la planta, las bacterias patógenas o no, la presencia de nemátodos y protozoos, el sustrato, las concentraciones de iones, etcétera (Venkatachalam, Sampath, & Bais, 2012).

4.2.2 Organización celular y molecular de las biopelículas

La diversidad de las biopelículas es enorme y en realidad cada una es diferente, ya que depende de las circunstancias en las que se formó, de las bacterias involucradas, de la superficie en la que se encuentra, de su tiempo de vida y, sobre todo, de la disposición de nutrientes. Básicamente, es una comunidad de microorganismos asociados a una superficie, encerrados típicamente en una matriz extracelular y que se desarrolla en tres dimensiones.

Las bacterias no están distribuidas en forma homogénea, por el contrario, se forman asociaciones muy importantes que dan origen a colonias donde los individuos están altamente diferenciados y cada uno se encuentra en estados fenotípicos distintos; por lo que quizá cada uno de ellos lleve a cabo funciones diferentes (Merrit, Kadouri, & O'Toole, 2011). Tal definición puede extenderse para incluir superficies tan diversas como tuberías de acero, suelos, implantes médicos, células epiteliales y superficies dentarias (O'Toole & Ghannoum, 2004).

Las biopelículas, por ejemplo, pueden corroer los metales mediante la extracción de electrones, ya sea por su metabolismo aeróbico o anaeróbico; proceso que aunque se lleva a cabo en muy pequeñas cantidades pero, de manera constante, termina por modificar sustancialmente los metales (Flint & Wolfaardt, 2012).

Lo sorprendente de las biopelículas, como de las comunidades de microorganismos, es su capacidad para formar asociaciones simbióticas sintróficas. La sintrofia consiste en el acoplamiento metabólico entre bacterias donde la energía es escasa, y se lleva a cabo para producir ATP por debajo de los requerimientos energéticos. Es decir, las asociaciones simbióticas son tan estrechas que un microorganismo utiliza de manera inmediata el producto de una reacción metabólica de otro organismo, para hacer más eficiente el uso de las moléculas en valores cercanos al equilibrio termodinámico, situación que durante mucho tiempo se pensó que era imposible (Jackson & McInerney, 2002).

Las bacterias no están distribuidas al azar en una matriz homogénea. Al contrario, se encuentran agregadas en micro colonias, entre las que pasan canales de agua. En muchas ocasiones, dichos canales semejan un primitivo sistema circulatorio. La organización de las biopelículas es muy común y es posible observarla tanto en comunidades de *Pseudomonas* como en agregados de diferentes especies en la superficie de las rocas en los ríos alpinos. Las colonias tienen forma de columnas que en muchas ocasiones pueden parecer estructuras como las de los hongos (basidiomicetes).

Las células que se encuentran en la superficie de la colonia absorben oxígeno, pero la concentración del gas disminuye hacia el interior de la colonia de tal forma

que la parte nuclear es casi anaeróbica. Lo mismo ocurre con cada molécula o ión que se necesite para el metabolismo, o que se ha producido de forma tal que se generan micro nichos específicos para cada individuo. Así, cada bacteria ajusta su propio metabolismo a sus circunstancias generando un sinfín de fenotipos (Donlan, 2002).

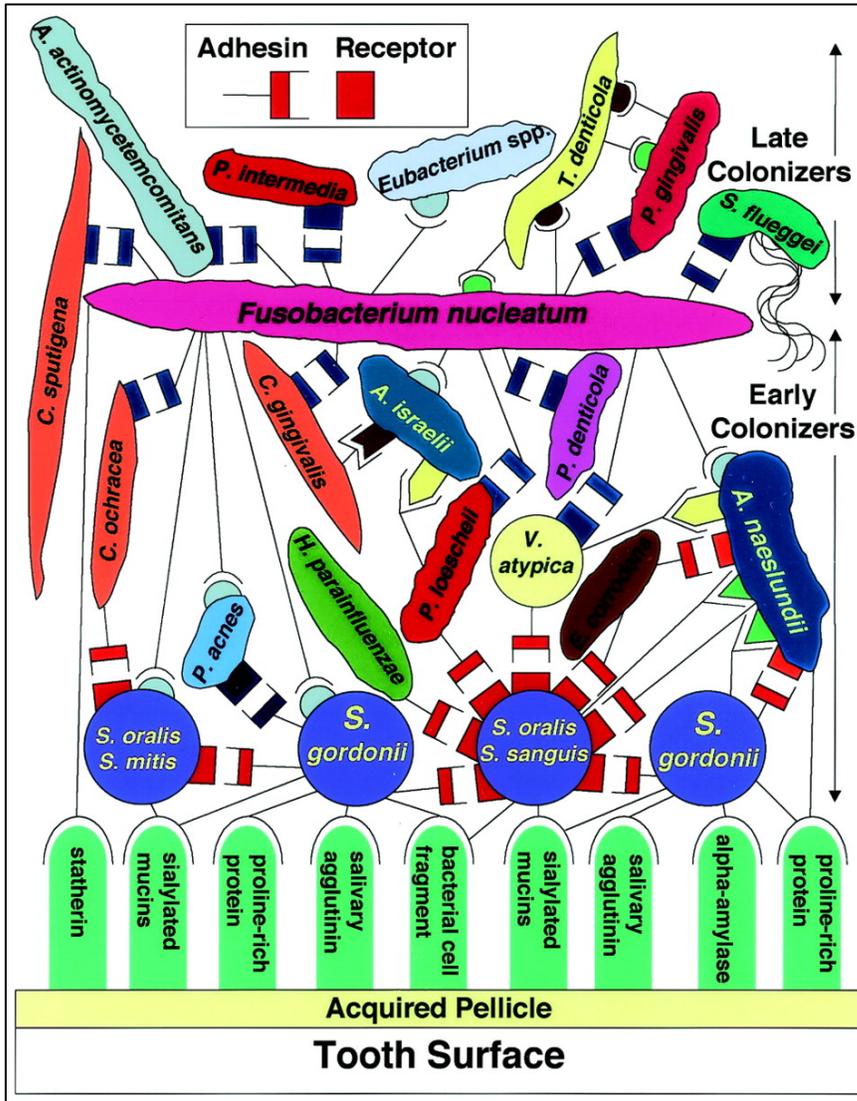


Figura 4.4. Modelo espaciotemporal de colonización de bacterias orales, mostrando los receptores salivales por bacterias colonizadoras tempranas y agregados formados por colonizadores tempranos, fusobacterias y colonizadores tardíos de la superficie dental. La superficie dental se encuentra en la parte inferior. El nombre de cada bacteria se encuentra en su interior (tomado de Kolenbrander et al., 2002).

Cuando una colonia está formada por una sola especie, a partir del genoma que comparten, es posible encontrar en la biopelícula todas las posibilidades metabólicas dadas. Por otro lado, las biopelículas de diferentes especies son muchísimo más complejas, casi tanto como los tejidos de los eucariotas multicelulares. En dichas biopelículas se intercambian señales entre las especies, y

los sistemas de forma tan compleja que esto da origen a consorcios integrados en configuraciones espaciales muy específicos, que incluso dependen del tiempo de vida de la biopelícula (Kolenbrander et al., 2002).

Esta heterogeneidad metabólica ocasiona que, por ejemplo, se tenga una eficiencia muy alta en el procesamiento de las fibras de celulosa en el rumen de los bovinos; pero también les confiere ventajas cuando son atacados por antibióticos, porque cada uno de los organismos está en un específico estado fenotípico. Algunos tendrán metabolismo aeróbico, y otros anaeróbico, algunos tendrán crecimiento rápido y otros lento, algunos estarán en alguna fase estacionaria y otros con metabolismo muy dinámico. Por ello, es común que la presencia de algún antibiótico mate a algunos, pero los que están en fase estacionaria, podrán repoblar después la colonia.

Es claro que existe una comunicación constante entre los organismos de una colonia buscando la máxima eficiencia y que su estructura se adecue a las circunstancias. No se sabe con exactitud qué o cuántos son los genes involucrados. Algunas de las sustancias que funcionan como candidatos para la señalización son la acyl-homoserina lactona, péptidos cíclicos y el autoinductor II (Costerton, 2004).

En las biopelículas se expresa hasta setenta por ciento más de genes que en los organismos planctónicos, de los cuales no se sabe su función a ciencia cierta. Algunos están asociados a los canales de regulación de calcio o a proteínas como las porinas. Por lo que queda claro que el fenotipo de las biopelículas es completamente diferente de aquél de sus contrapartes planctónicas (Beloin & Ghigo, 2005).

Todo parece indicar que las biopelículas tienen patrones muy específicos de regulación a diferentes niveles. Lo cual se demuestra fácilmente porque la tasa de intercambio genético en las biopelículas es varios órdenes de magnitud mayor que en los organismos planctónicos (Fux, Costerton, Stewart, & Stoodley, 2005; Beloin & Ghigo, 2005). Como ya se había mencionado la distribución de las células en la matriz no es homogénea ni al azar, depende al parecer del tipo de células y de las circunstancias. Por ejemplo, las células sésiles se acomodan bien en las columnas

de la matriz, mientras que las planctónicas en la capucha de las estructuras en forma de hongo.

En el caso de aquellas que dependen de un determinado sustrato, la distribución se lleva a cabo para un aprovechamiento óptimo de los nutrientes. Además de que es posible encontrar células muertas o inactivas en las biopelículas. Por otro lado, hay un momento en el que se lleva a cabo el desprendimiento de las células planctónicas. Al parecer, la señal de liberación proviene de lo más profundo de las colonias. Si los nutrientes son escasos, entonces es probable que incluso se disuelva la biopelícula por completo (Costerton, 2004; Brackman & Coenye, 2015).

Aún no son claras del todo las funciones de la matriz, aunque se sabe que lleva a cabo funciones de anclaje tanto entre los organismos como con el sustrato; sirve en caso de que sea necesario de fuente de carbono y de energía. También sirve como protección sobre todo contra la acción de antibióticos y organismos depredadores (Sutherland, 2001).

Las biopelículas tienen una matriz polimérica extracelular (EPS), que a su vez está formada por diferentes sustancias, y cuya composición específica define su arquitectura. La EPS además de mantener a las células muy cerca una de otra, funciona también como sistema digestivo externo. Es posible encontrar en la EPS enzimas que digieren las partículas o las sustancias que están disueltas en el agua que fluye a través de sus canales. También funciona como un centro de reciclaje, ya que el contenido de las células muertas está a disposición de la colonia, incluyendo su información genética (Flemming & Wingender, 2010).

Uno de sus componentes son polisacáridos formados por carbohidratos de distintos tipos en largas cadenas, ya sean lineales o ramificadas. Algunos le dan forma a las columnas y otros al moco. Se ha visto que algunas bacterias secretan algún tipo de adhesina que ocasiona la unión de las células y facilita la formación de las colonias. Además de que la secreción de alginatos favorece la gelificación (Czaczyk & Myszka, 2007).

La EPS está formada también por proteínas básicamente lectinas, para favorecer las uniones entre las células. También es posible encontrar liasas y polisacaridasas ya que la matriz puede ser utilizada como una importante fuente de

energía y de carbono. Pero lo más sorprendente de la EPS es la inmensa cantidad de ácidos nucleicos que contiene. El DNA en la matriz llega a constituir hasta el veinte por ciento del material. No se sabe aún qué papel juega, si es el producto de la muerte de algunas células, si se trata de algún material de transferencia horizontal o si tiene alguna otra función, pero lo más impactante, es que, si se le agrega algún tipo de DNAasa, el *biofilm* se disuelve, por lo que parece indicar que juega un papel fundamental en su integración (Satrkey, Gray, Chang, & Parsek, 2004; Flemming & Wingender, 2010).

La síntesis de la EPS está modulada por las señales de QS, a través del metabolismo del fosfato. Pero varía de especie en especie, por lo que es muy difícil hacer generalizaciones al respecto (Vu, et al., 2009). La EPS no es sólo una matriz de gel en la que se incluyen las células, por el contrario, se trata de un sistema altamente sofisticado que para algunos podría ser muy similar a un panal o algún tipo de tejido (Flemming, Neu, & Wozniak, 2007).

Una de las fuertes críticas que se le puede hacer a las JB es que no hay un peldaño para las biopelículas, con todo y que son muy abundantes en la naturaleza. Algunos *biofilms* son tratados como organismos individuales e incluso se les asigna nombres de especies (como en el caso de los líquenes), y otros están formados por grupos de organismos, formados por diferentes especies (con toda y la enorme problemática que implican los nombres científicos de los microorganismos; ver Capítulo 7).

La Figura 4.4 muestra lo complejas que pueden llegar a ser las relaciones de identificación y comunicación en un *biofilm*. También enseña que la forma en la que se construye el *biofilm* depende del tiempo de vida, de las condiciones del medio, etc.

La vida puede estar representada por las JB, pero no es suficiente. El enorme compromiso ontológico que sugieren las JB no se mantiene en presencia de las biopelículas. Las agrupaciones de microorganismos requieren uno o varios peldaños por fuera de las JB; y es importante reconocer que la noción de individualidad se hace difusa en este caso (Ereshefsky & Pedroso, 2013).

**Segunda Parte: Tres peldaños
¿Tres? ¿Peldaños?**

Capítulo 5: Crítica a la noción de organismo individual

Por debajo de nuestras diferencias superficiales todos somos comunidades andantes de bacterias. El mundo resplandece y es un paisaje puntillista hecho de diminutos seres vivos. Los bosques de gigantescas secuoyas y las ballenas, los mosquitos y las setas son intrincadas redes simbióticas, manifestaciones modulares de la célula con núcleo.¹⁶

5.1 La herencia de la noción de organismo

Las definiciones de lo que es un organismo individual, es decir, un organismo vivo, son muy diversas, ya que se encuentran en una encrucijada filosófica y conceptual. Por un lado, está la discusión ontológica sobre si en realidad existen organismos individuales, y cómo se refleja esto en el contenido de nuestras teorías y en la forma metodológica de acercarnos a ellos (Hull, 1978 [1992]). Por otro lado, involucra las antiguas preguntas de qué es la vida, cuáles son sus propiedades y cómo caracterizarla; incluso plantea la pregunta con respecto a la frontera entre qué está vivo y qué no. Wilson (2000) se pregunta incluso cuáles son las condiciones necesarias y suficientes para establecer con claridad la separación entre organismos y no organismos, lo cual, asegura, no puede ser una tarea sencilla. Otros sugieren que no es posible establecer con claridad qué es un organismo y qué no lo es (Duncan et al., 2013).

Por supuesto, hay una gran cantidad de respuestas y ese es el punto. Las respuestas no se dan en el vacío, tienen siempre un importante trasfondo teórico y metafísico. Es lógico pensar que los científicos que abordan problemas sociológicos o antropológicos ni siquiera se pregunten si existen los organismos individuales; lo que no ocurre con quienes abordan problemas como las relaciones simbióticas o las biopelículas (Capítulos 3 y 4). Por tanto, la noción de organismo individual parte siempre de una teoría que lo alimenta y le da contenido semántico. Algunos investigadores han sugerido que se trata de conceptos que tienen una dimensión filosófica tanto como científica, y que las diferentes disciplinas matizan a lo largo de las generaciones los conceptos de forma distinta:

¹⁶ Margulis, Lynn & Sagan, Dorion. *Microcosmos: four billion years of evolution from our microbial ancestors*. Univ. California Press. Los Angeles. (1997). Pág. 191.

[En] una generación los pensadores utilizan organismo como un término directamente surgido de la historia natural con la autoridad (empírica, experimental) que les concede; en otra generación se ha convertido en algo meramente conceptual, e incluso completamente ideológico (Wolfe, 2010).

La noción de organismo individual no depende sólo de la teoría que establezca su definición, sino también del contexto histórico e ideológico de que parte el investigador. Cuando partía del hecho de que las bacterias tenían una forma de vida libre, independiente una de otra, era posible hacer la equivalencia de que un individuo era una bacteria; pero, tras el descubrimiento de las biopelículas, es claro que dicha noción debe cambiar. Ha dejado de ser importante la bacteria individual, para comprender la lógica que está detrás de la construcción de estos agregados de microorganismos (Ereshefsky & Pedroso, 2013; capítulo 4). En este capítulo se plantearán algunos ejemplos de los múltiples significados de organismo en diferentes momentos históricos y algunas propuestas en torno a noción de individuo en Biología.

5.1.1 *La noción de organismo y sus múltiples significados*

A partir de la segunda mitad del siglo XX, las nociones de organismo y de individuo se utilizan de manera indistinta. Un organismo es un individuo y viceversa. No hay separación y básicamente significan lo mismo. Los libros de texto de educación básica dan cuenta de ello y esta tradición en Biología ha influido en otras áreas, como las Ciencias Médicas o la Sociología. Sin embargo, estos dos conceptos provienen de tradiciones distintas y ha cambiado mucho su significado a lo largo de los siglos.

A diferencia de estos conceptos, los de gen o célula, han sido profundamente investigados y ambos poseen sus propias “historias”, situación que no ha pasado con las nociones de organismo o individuo, pues se ha investigado muy poco el origen de estos vocablos o la forma en la que cambiaron a lo largo del tiempo (Laubichler, 2001). Por ejemplo, el filósofo Peter van Inwagen (1990) intenta proponer, desde una postura particular, que la individualidad de los organismos se establece a partir de la relación causal entre sus partes:

Lo que yo observo es una tormenta de átomos inimaginablemente compleja y auto-mantenida. Esta tormenta se mueve a través de la superficie del mundo dibujando remolinos y coágulos de átomos en su interior y expeliendo otros, siempre manteniendo su estructura total. Uno podría llamarlo un evento homeodinámico (van Inwagen, 1990, p.87).

Para van Inwagen es importante hacer referencia a la composición de los seres vivos con base en los átomos y a los sistemas de autorregulación, que convierten al ser vivo en un sistema dinámico y complejo que se auto mantiene.

Otro ejemplo es el de David Hull, quien asegura que los individuos son entidades localizadas espacio-temporalmente cohesionadas; es decir, se trata de entidades históricas. Hull intenta justificar su postura porque para él es importante que estas nociones se puedan trasladar a su idea de especie. Para Hull, las especies poseen atributos que las hacen aparecer como si se tratara de individuos y cada uno de los organismos que las integran serían parte del individuo. Esta idea surge a partir de los trabajos de Ghiselin, quien tratando de resolver el problema de la especie propone que se consideren individuos, y cada organismo individual sería una parte de la especie (Ghiselin, 1974; Hull, 1978 [1992]; capítulo 7).

Este par de ejemplos ilustran que no hay una definición única de organismo individual, por el contrario, las definiciones se multiplican y pueden ser muy variadas. Desde su origen, el vocablo organismo ha tenido muy diversos significados. Algunos de los cuales se han referido a procesos, mecanismos, propiedades, etc.

No se sabe si la palabra organismo proviene del griego o del latín, ya que se han encontrado textos que lo utilizan en ambos idiomas en la Edad Media (siglos XI y XII), no exentos de contradicciones. Por un lado, surge de la idea de órgano en el sentido de instrumento u herramienta (alquimista), formando una “unidad donde se deben llevar a cabo ciertas operaciones”. Otra referencia al vocablo remite al órgano como instrumento musical que integra múltiples “voces”, para generar sonidos integrados en un todo. Es decir, por un lado, apela a una unidad dinámica instrumental y, por el otro, a la forma en que se articulan varios sonidos con el fin de generar un sonido armónico (Cheung, 2010a).¹⁷

¹⁷ Sólo se conocen un par de textos que utilizan la palabra organismo antes de la segunda mitad del siglo XVII. Uno está escrito en griego y el otro está en latín, por lo que es muy difícil saber si el origen de la palabra pertenece a uno u otro idioma. Originalmente, la palabra organismo podría provenir de la raíz griega ὄργανον

La historia de este concepto es rica y fecunda, ya que después de la Edad Media se impregnaría del mecanicismo cartesiano. En los siglos XVIII y XIX se orientará más hacia el idealismo alemán, hasta que en el siglo XX se convierta en sinónimo de individuo. Es imposible para los alcances de este texto hacer un recuento de todos los significados que adquirió la categoría de organismo a lo largo de la historia; sin embargo, se hace un breve recuento de investigadores que la utilizaron en su tiempo.

5.1.2 *El mecanicismo de los siglos XVII y XVIII*

El mecanicismo es una postura filosófica que plantea que los fenómenos naturales sólo se pueden explicar a partir de causas materiales, y que lo único real es lo material. Es decir, las explicaciones en torno a lo vivo deben culminar en relaciones matematizables, tal y como ocurre con los movimientos mecánicos. Esta postura buscaba evadir el uso de fuerzas, espíritus o cualquier otro ente que no tenga existencia en el mundo material o no pudiera ser medido. Todas las funciones de los seres vivos deberían explicarse con fundamentos físicos y químicos. El máximo exponente de esta corriente es René Descartes (1596-1650), quien argumentaba que los animales no tenían espíritu, y que sus funciones se podrían explicar como si se tratara de autómatas.

Sin embargo, las explicaciones mecanicistas no estaban exentas de ciertas peculiaridades como las que esgrime Kenelm Digby (1603-1665). Digby publica en la

(órganon), instrumento y el sufijo —ισμος (—ismo) que se refiere a actividad o sistema. Sin embargo, en latín también existe la raíz *órganon* que se refiere a un instrumento musical cilíndrico que funciona con viento.

En el primero de los textos aparece el sustantivo neoclásico del griego ὄργανισμός e incluso al verbo διοργανῶζειν. El texto pertenece a la colección de manuscritos de Marcianus Graecus al final del siglo XI. El texto no posee ni fecha ni título y versa sobre distintas operaciones alquimistas en que el autor se refiere a la sublimación y destilación. Se ha traducido el verbo διοργανῶζειν como “llevar a cabo una reacción, destilar, rectificar”. En el caso del sustantivo se trata de la conjunción de la palabra “organon” (herramienta, instrumento) y la terminación “smos” que lo convierte en un sustantivo abstracto. Dicho texto hace referencia a una operación alquímica en la que se debe de extraer el cobre de un instrumento (ὄργανισμός), de tal forma que se lleve a cabo la fijación del cobre en dicho aparato (διοργανῶζειν). La cita en latín aparece en un texto fechado entre 1126 y 1132. El autor es Gerhoh de Reichersberg (1093-1169), preboste de la ciudad, quien escribió el texto *De edificio Dei*. En el documento se hace una crítica a la falta de unidad de la Iglesia Romana en la que se hace referencia a las voces discordantes (organismos, en plural) de la Iglesia. El término se usa a través de una metáfora en la que los clérigos cantan con muchas voces generando polifonías disharmónicas. Todo parece indicar que en este caso el preboste utiliza la palabra a partir del verbo en latín *organizare* que significa "cantar en diversas voces o tocar un instrumento", el cual, al parecer, no tiene referente anterior en griego (Cheung, 2010a).

primera mitad del siglo XVII un par de textos titulados *The Nature of Bodies* y *On the Immortality of Reasonable Souls*. Filósofo natural, cortesano y diplomático, para algunos, Digby, fue el historiador natural más importante de la Inglaterra de su tiempo. En sus obras describe la forma precisa en la que están organizados los cuerpos vivos, a través de la estricta y grandiosa correspondencia de las partes del cuerpo, a lo que él llama máquina, y responde a un diseño específico, de forma tal que una no puede sobrevivir sin la otra, y no hay forma de que alguna parte sobreviva sin el resto. Realizó prácticas alquímicas con el fin de corroborar lo anterior, en las que buscaba separar las partes de los organismos, para después juntarlas y demostrar que “volvían a la vida” de una forma meramente mecánica:

Vemos que, según la receta de Digby, la desagregación de la materia corporal no determina, necesariamente, la muerte del organismo. Una cierta propiedad generativa, impregnada en las partes más purificadas del cuerpo (en este caso las sales obtenidas por decocción, destilación y calcinación), podría ser estimulada si sufriese putrefacción en un medio adecuado (Carvalho Ramos, 2001).

Digby menciona que es posible, a partir de las cenizas de una planta, volver a encontrar la forma de la planta, si se le calienta lo suficiente. Y llevará esto al extremo al proponer “los polvos de simpatía” con los que buscaba sanar las heridas producidas en las batallas, colocándolos en las vendas retiradas, e incluso en el arma que causó la herida, lo cual le daría fama. Este tipo de experimentos lo hicieron plantear la importancia del aire como agente nutritivo en las plantas (Digby Thomas, 2001).

Aunque no menciona en sus obras la palabra “organismo”, Digby asume que los seres vivos están formados a partir de la unión de sus diferentes partes, de una forma muy precisa, muy organizada y, de manera complementaria, para que, a partir de ello, el alma les dé vida.

Por otro lado, René Descartes (1596-1650) asumió una postura mecanicista en la que explica el desarrollo del feto en términos estrictamente mecánicos. En su obra póstuma e incompleta, *La description du corps humain et de toutes ses fonctions* aborda el problema, argumentando que la unión de los “licores” de ambos sexos sirve, como la levadura uno del otro, de forma que el calor que genera produce una agitación de las partículas favoreciendo su orientación, acomodándose para generar los miembros correspondientes (Carvalho Ramos, 2001). En el *Discours de*

la méthode hace mucho énfasis en establecer la analogía entre los seres vivos y las máquinas. Si los seres humanos pueden construir máquinas sorprendentes, entonces son máquinas perfectas creadas por Dios (Bacarlett Pérez & Fuentes Rionda, 2007). Y en su obra, *Les passions de l'âme* (1649), establece que los órganos están "ensamblados" de tal forma que uno mantiene la actividad de todos los demás y viceversa; de la misma forma, pero mucho más precisa, de lo que ocurre en un mecanismo de relojería.

Otro investigador mecanicista, el notable médico y botánico británico, Nehemiah Grew (1641-1712), fue el primero en sugerir que el murciélago es un mamífero y que las flores en realidad son los órganos sexuales de las plantas. En su obra *Cosmología sacra* (1701), utilizó la palabra "Organismo" (así, con mayúscula) para indicar cierto tipo de orden. Para Grew, además del mundo corporal, existe un mundo Vital, en el que hay un poder que tiene la capacidad de regular los movimientos de las diferentes formas del mundo corporal. Se trata de un principio que podría llamarse Organizador del Cuerpo, el cual requiere de tres cosas para actuar, que son volumen, figura y mezcla. El principio Organizador del Cuerpo aparece en el mismo texto bajo el nombre del Organismo del Cuerpo. En este caso, cada cuerpo debe de tener su propio Organismo, el cual debe de estar subordinado a la Especie de la Vida en el Principio Vital del que forma parte; es decir, el Organismo caracteriza un orden corporal necesario para la cooperación y mediación entre el principio vital y la regularidad del cuerpo, en el que dicho principio vital dirige y determina los movimientos. El Organismo del Cuerpo sería algo así como una estructura o patrón de diversas fibras que le dan consistencia al cuerpo, pero no tienen ningún tipo de fuerza vital, no pueden ser la vida en sí misma (Cheung, 2010b).

Otro ejemplo es John Evelyn (1620-1706), quien en su texto *Silva o Un discurso de los árboles del bosque y la propagación de la madera en los dominios de su Majestad*, (*Sylva, or A Discourse of Forest-Trees and the Propagation of Timber in His Majesty's Dominions*) publicado en febrero de 1664, utiliza la palabra "organismo", aunque sólo aparece en la cuarta edición (1706), en la parte titulada *Kalendarium hortense* (Cheung, 2010a). La palabra "organismo" que aparece una

sola vez en todo el texto, señala básicamente un orden específico, el cual hace que un abeto y un roble se desarrollen sin ningún tipo de confusión o desorden de sus partes. Para Evelyn la palabra “organismo” se refiere al orden estricto de las partes del árbol; es decir, una fuerza mecánica que genera y ubica las partes de los árboles en su lugar de manera muy específica. El desarrollo de los árboles reside en el “autómata” que crece desde la semilla o átomos diminutos, que contiene preformado el árbol que será después. John Evelyn es claramente partidario del preformismo de Marcello Malpighi (1628-1694), Jan Swammerdam (1637-1680) y William Croone (1633-1684).

Gottfried Wilhelm Leibniz (1646-1716) va a utilizar las palabras “*organisme*” en singular, en francés; “organismos” en latín, y “*organisation*” en francés, para referirse a la forma en que actúan los mecanismos divinos que propone para los cuerpos orgánicos. Se refiere, de la misma manera, a la “organización de los animales” que al “organismo de los animales”, ya que en la naturaleza existen mecanismos de origen divino que le dan orden a la materia viva. Estos principios son parte esencial de la materia viva, y surgen como una combinación que Dios elige buscando el mejor de los mundos posibles, pero descartando su propia intervención constante en el acontecer cotidiano.

Leibniz insiste en que el organismo genera un orden en el que se cumple el criterio de unidad en la diversidad (Smith J. , 2011). Se refiere a los organismos y evita postular un principio interior, o designar una unidad que sirva como sustituto de cualquier fantasma que se requiera para explicar el movimiento de los seres vivos. Habla de “organismo” como algo “muy organizado” y lo contrapone a montones de materia desorganizada (Wolfe, 2010). Para ello, recurre a su sistema metafísico en el que propone la existencia de las mónadas, que son la unión de la fuerza dinámica y de la materia, de tal forma que cada mónada es diferente de las demás (Cheung, 2010a).

Para Leibniz, los cuerpos orgánicos son algún tipo de máquina divina o autómata natural, que se caracteriza por estar formada por un sinnúmero de máquinas cada vez más pequeñas y hasta el infinito (Nachtomy, 2014). De tal forma que, dado que la materia es continua, si se divide cualquier parte de un cuerpo

orgánico, lo que se encuentra son más máquinas con movimiento propio (Papavero, Pujol-Luz, & Llorente-Bousquets, 2001).

Los pensamientos de Digby, Descartes, Grew, Evelyn y Leibniz son claramente diferentes, pero comparten la idea de que los organismos son objetos que pueden explicarse a partir de las leyes de la mecánica. Lo común a todos ellos quizá sea que la noción de organismo está asociada a una fuerza física que organiza las estructuras y las partes de los organismos, de forma que, aunque las partes no tengan vida por sí mismas, cuando interactúan entre ellas, se genera la vida. Estas ideas no están exentas de posturas ontológicas que incluso podrían parecer contradictorias. Digby, como alquimista, no podría ser ubicado en la misma clase que, por ejemplo, Leibniz, para quien las mónadas serían un principio generador de las estructuras corporales.

La noción de organismo asociada a la idea mecánica de la vida será reemplazada por ideas de orden vitalista, particularmente durante el siglo XVIII, y permanecerán en algunas áreas de las ciencias hasta las primeras décadas del siglo XX.

5.1.3 Los vitalistas y el organismo

Quizá el mejor ejemplo de una postura vitalista es la de Georg Ernst Stahl (1659-1734), quien además será quien utilice de forma mucho más regular el término “organismus”. Stahl siempre pensó que la vida tenía una unidad esencial donde los procesos químicos juegan un papel fundamental. Como un firme opositor al mecanicismo, asumió que los cuerpos orgánicos poseen un “ánima” que les confiere la organización que es posible observar en ellos. Argumentó que la distinción entre lo vivo y lo no vivo sólo se puede establecer a partir de la posibilidad de cambio. Lo que no está vivo no cambia con el tiempo, y esto es diferente de lo que está vivo, que está en constante cambio. Lo que evita que algo se descomponga es el ánimo. Controla los procesos del cuerpo, ya que conoce el punto al que se dirige. Por tanto, con respecto a la práctica médica, el objetivo era estudiar al cuerpo en conjunción con su ánimo, no buscar la explicación de sus partes por separado (Duchesneau, 2014).

En su tesis doctoral *De Intestinis, eorumque Morbis ac Symptomatis eognoscendis & curandis* (1684), Stahl distingue entre los cuerpos animados que tienen un alma reguladora, la *Dirigens microcosmicum* y algunos otros agregados de un orden más o menos confuso. Hay dos tipos de cuerpos animados, los humanos y los animales; además, establece una doble distinción entre los cuerpos materiales y formales, por un lado, y entre los cuerpos orgánicos y concretos por el otro. Tal distinción, de corte ontológico, lo lleva a señalar que la concepción material de los cuerpos concretos es mecánica y la concepción formal de los cuerpos orgánicos es más bien operacional e instrumental; es decir, las concepciones mecánicas no son suficientes para explicar el fenómeno de la vida. Los cuerpos orgánicos dependen del *ánima*, fuerza vital que explica el uso de las partes y la finalidad del orden de todo el cuerpo. A todo el conjunto, lo llamó organismo formal (*organismus formalis*). El orden corporal de los cuerpos orgánicos representa el organismo material (*organismus materialis*, Wolfe, 2010).

En otras dos de sus obras, Stahl utiliza la palabra “Organismus” en singular y con mayúsculas. En *De motu tonico vitali* (1692) y en la *De mechanismi et organismi diversitate* (1706), utiliza “Organismus” en oposición al principio de orden categóricamente diferente llamado “Mechanismus”. En este sentido “Organismus” no representa un nombre genérico para la *corpora viva*, pero se trata de un principio característico de los cuerpos vivos (Cheung, 2010a).

En estas obras Stahl asegura que la disposición de las partes de los organismos es en un orden específico, a lo cual le corresponde un principio, que es el Organismus, mientras que las máquinas neumáticas o hidráulicas que producen los cuerpos vivos corresponden al principio de Mechanismus. El cual no es suficiente para explicar la disposición de las partes de los seres vivos, ni tampoco cómo se producen. Para Stahl existe una noción de orden organísmico que es influenciado por el alma, la cual fue criticada por Leibniz, quien aseguraba que el alma sólo se podía manifestar de una forma armónica, de tal manera que cada una influencia a la otra.

A fines del siglo XVIII y principios del XIX, había dos corrientes muy importantes que trataron de explicar el fenómeno de lo vivo. Por un lado, estaban los

mecanicistas quienes seguían propuestas como las de Descartes, Boyle, y Hobbes, para quienes la vida se podía explicar a través del funcionamiento de los mismos sistemas que las máquinas; es decir, la vida era el resultado de la interacción entre las partículas materiales y las leyes de la mecánica. Lo anterior influyó en varios programas de investigación, entre los que destacan el desarrollo de autómatas, e incluso algunas áreas de la fisiología y la medicina. El objetivo era explicar que el cuerpo orgánico no es otra cosa que un sistema complejo de movimientos mecánicos, con sustento químico, que obedecen leyes matemáticas. Esta forma de ver el mundo favoreció el surgimiento de la Biología, que trataba de dar respuesta a un modelo mecánico del mundo orgánico. Con todo, la imagen de máquina de la época era sumamente rígida, por lo que para algunos los cuerpos orgánicos eran más bien, máquinas orgánicas, mucho más flexibles que las hechas por el hombre (Wolfe, 2010). En esta postura, la noción de organismo, se refiere básicamente a una fuerza mecánica que genera el orden de las partes que, al interactuar entre sí, generan los mecanismos causales que permiten la vida.

Por otro lado, se encuentran los vitalistas, quienes criticaron el modelo mecanicista, aunque Wolfe (2010) asegura que en realidad no opusieron resistencia en el sentido ontológico. Para los vitalistas, la vida no se podía explicar sólo aludiendo a los mecanismos, por el contrario, se invocan fuerzas que son las que en realidad mantienen la vida y establecen el orden de las partes del cuerpo. Para ellos la noción de organismo adquiere un sentido más espiritual, ya que se refiere al alma o a algún principio vital metafísico que permite a las partes adquirir un orden específico en los organismos.

El problema, además, es que era común que los vitalistas de una generación criticaran a los vitalistas de la anterior, utilizando incluso el término vitalistas en sentido peyorativo, acusándolos de poco responsables por no cumplir con sus tareas como científicos. También es común que su retórica esté llena de planteamientos complejos que varían de autor en autor (Wolfe, 2010).

5.1.4 *El caso de Kant*

En los textos de Immanuel Kant (1724-1804) aparece el concepto “organismo” en singular y en plural, como un principio para referirse a las relaciones mutuas entre todas las cosas, incluyendo los sujetos. En la tercera crítica *Kritik der Urteilskraft* (*Crítica del juicio*, 1987 [1790]), Kant define lo orgánico o lo organizado como una entidad en que las partes y el todo forman un sistema, una unidad teleológica. Dicha unidad está formada de tal manera que las partes son causa del todo y viceversa, lo cual está en oposición a las máquinas. Argumenta que la naturaleza está apuntalada por un orden con arreglo a fines que implica la ley de la parsimonia o de la economía, en donde la Naturaleza no hace con más lo que puede hacer con menos, y las entidades no se multiplican sin necesidad (Clark, 1999). En dicha obra, Kant hace mucho énfasis en que los organismos son diferentes a las máquinas y no pueden ser explicados a partir de las leyes de la mecánica:

Es, en efecto, absolutamente cierto, que no se puede convertir en algo familiar, de una manera suficiente, la explicación de los seres organizados y cómo son posibles internamente. Tan cierto como es esto, podemos asegurar osadamente que es absurdo para los seres humanos incluso intentarlo, o esperar que quizás algún día, surgiera otro Newton que podría explicarnos, en términos de las leyes naturales, sin ninguna intensión, la producción de una simple brizna de hierba (Kant, 1987 [1790], §75, p. 282).

Para Kant, los organismos tienen una finalidad, y sería imposible comprenderlos a menos que sean vistos como productos del diseño. Es decir, se requiere una postura epistemológica que parta del hecho de que los organismos tienen una finalidad interna, ya que de alguna forma son capaces de producirse a sí mismos, gracias a la reproducción, la generación y la conservación.

La reproducción implica que un árbol puede generar más árboles, de su misma especie, de acuerdo con las leyes naturales. La generación significa que el árbol genera materia, más de sí mismo, con el fin de protegerse para que el proceso de crecimiento continúe. Finalmente, en la conservación, el árbol no sólo hace más de sí mismo y se protege, sino que las partes son producto unas de otras. Kant asegura que este proceso además ocurre a nivel individual, a nivel de la especie y de sus partes. En el caso de las partes, el proceso es tan complejo que todas se desarrollan y se organizan dependiendo de las otras (Cohen A. , 2009).

No es posible explicar estos procesos sólo a partir de leyes mecánicas. La percepción que se tiene de los seres vivos, es la de elementos meramente contingentes con respecto a las leyes de la naturaleza, y por ello es imposible que, a partir de dichas leyes, se pueda explicar su naturaleza. Situación muy diferente de lo que ocurre con las máquinas, pues no hay ninguna que genere más de ella misma, y ninguna de sus partes es la causa de origen de las demás. La causa que produce un reloj, por ejemplo, es externa, y cada parte que lo constituye, también. Por el contrario, un organismo es tanto el medio como el fin de su existencia:

Por consiguiente, para que una cosa, en tanto que producción de la naturaleza, contenga en sí misma y en su posibilidad interior una relación a los fines, es decir no sea posible más que como fin de la naturaleza [...] se necesitará [...] que las partes de la cosa concurren a la unidad del todo, mostrándose recíprocamente causa y efecto de su forma. Porque sólo de esta manera es como recíprocamente la idea del todo puede determinar la forma y relación de todas las partes (Kant, 1987 [1790], §65, p. 373).

Esto es muy claro cuando nos lo ilustra con un ejemplo: la construcción de un ave. La disposición de sus estructuras es meramente contingente con respecto a las leyes de la naturaleza, y por ello estas mismas no son adecuadas para explicar el origen de los organismos (Kant, 1987 [1790], §61, p. 360). Kant argumenta que si la naturaleza sólo responde a mecanismos, entonces los organismos se podrían haber integrado en cientos de formas distintas “sin que se alcanzara la unidad en términos de un principio de propósitos” (Kant, 1987 [1790], §61, p. 360). Por tanto, sería imposible explicar la forma en que se integra el ave a partir de las leyes de la naturaleza (mecánica).

Para Kant, los organismos materializan su carácter con arreglo a fines básicamente por tres razones: porque son tanto causa como efecto de sí mismos; porque sus partes sólo son posibles por la existencia del todo, el cual le debe su propia existencia a las partes; y, finalmente, porque el todo y sus partes son causa y efecto de su forma de organización (Cohen A., 2009; Van den Berg, 2014). Es decir, se trata de objetos sumamente complejos, aunque muy diferentes a los artefactos, análogos a ellos, como si hubieran sido diseñados. Hay que enfatizar que Kant emplea la noción de finalidad más bien de una forma heurística que ontológica (Ginsborg, 2001).

Kant utiliza la palabra “Organismo” en un doble sentido. En primer lugar, para referirse al principio con arreglo a fines que participa de todos los seres vivos; pero también lo utiliza para señalar a un espécimen de una especie. Los individuos o los sujetos de una determinada especie son representativos del “Organismo” en forma individual. Esta forma de referirse a los seres vivos y a la forma en la que percibían su organización, será muy común entre los idealistas alemanes de fines del siglo XVIII y principios del siglo XIX.

Quizá sea necesario subrayar que, para algunos autores, la postura de Kant es una forma de reivindicar el estatus de los seres vivos en las Ciencias Naturales (Huneman, 2006), con base en los principios con arreglo a fines y orden contingente. La postura epistemológica que exige Kant parte de que los organismos tienen una finalidad que no es la divina, es decir, la complejidad de los organismos no nos demuestra un diseño divino; sin embargo, tienen un fin distinto del que podría surgir de las leyes de la mecánica, por lo que se requiere pensarlos de una forma especial.

Otros plantean que, por el contrario, Kant está planteando una presuposición epistémica antes que un compromiso ontológico. Es decir, estaba más preocupado por la forma en la que se comprende a los organismos antes que en su naturaleza fundamental, y sólo se les podría entender a partir de la generación de analogías (Zammito, 2006).

Los sujetos existen como una parte del organismo en general de la naturaleza, pero, representan un Organismo Individual. Existe entonces una ocurrencia doble de la noción de organismo, por un lado, se refiere tanto a un principio de orden, como se trata del nombre genérico de los individuos, lo cual es muy común en ésta época del idealismo alemán. Los organismos, en este sentido, son cuerpos organizados y organizándose con partes interactivas que mantienen la existencia como un todo (Cheung, 2010b).

La influencia que ejercerá Kant será muy importante, sobre todo en autores como Johann Wolfgang von Goethe (1749-1832), quien considera que la Naturaleza debería de ser vista como un todo orgánico, y por ello plantea una fuerte crítica al mecanicismo y a la ciencia cuantitativa. En el caso de los organismos, argumenta que el proceso de individualización se lleva a cabo mediante la repetición y la

metamorfosis de las partes, como en las hojas de los árboles y las vértebras, que potencialmente representan el Organismus como un todo integrado.

A fines del siglo XVIII, surge en Alemania toda una corriente con el fin de prolongar lo más posible la vida (*Lebenserhaltungslehren*, la enseñanza para conservar la vida), a partir de una serie de prácticas cotidianas que en muchas ocasiones no estaban exentas de tintes alquimistas. Lo anterior estaba atravesado por la correspondencia entre el micro y macrocosmos, y se transformó en un campo de conocimiento enfocado en diversas áreas de la Medicina y de la Dietética tratando de producir algunas doctrinas. La *Naturphilosophie* o Filosofía de la Naturaleza, las diferentes antropologías, la medicina y la dietética formaron un conjunto muy denso de áreas en las que apareció el término “organismo” de manera constante, ya en el contexto del idealismo alemán. En dicho conjunto, los modelos fisiológicos, que se basan en operaciones químicas entre el interior o exterior de las fronteras orgánicas, jugaron un papel crucial en los conceptos fuertemente relacionados de las interfases del organismo con su entorno (Wolfe, 2010).

5.1.5 La noción de organismo en el siglo XIX

En el siglo XVIII, el término “organismo” va a estar inmerso en la disputa entre las leyes del microcosmos y el macrocosmos, y hasta qué punto ambos esquemas causales están interrelacionados; es decir, la forma en que los astros, los humores, los vapores, etc., inciden causalmente en los fenómenos de lo viviente. Es a fines del siglo XVIII cuando la palabra “organismo”, en singular, va a referirse, en sentido abstracto, a entidades individuales. Ya para estas fechas el “organismo” se define como un todo con cierto grado de organización, formado por partes que lo mantienen en existencia.

La penetración del concepto “organismo” será diferente en cada idioma. Por ejemplo, no será sino hasta el siglo XIX que el francés utilizará el término, a partir de los textos de la *Naturphilosophie*. A partir de ahí, aparecerá de forma consistente en distintos documentos donde el organismo se percibe como un orden dinámico de funciones, que resulta de la acción de las partes y su sensibilidad; es decir, el

organismo como una clase de función física estructurada y única, con capacidades organizadoras (Cheung, 2010b).

Los investigadores se referían a los organismos individuales como cuerpos vivos, seres vivos, pero descartaban utilizar la idea de cuerpo organizado. Se asume al organismo como el resultado del orden en el que el movimiento circular se focaliza en fuerzas vitales que interactúan de forma muy próxima para dar origen al organismo. En este contexto, la noción de organización se utiliza más bien para la disposición estática de las estructuras que integran un ser vivo, mientras que organismo es más bien un proceso dinámico, generado por un conjunto amplio de funciones que produce a su vez un orden de las estructuras que integran los seres vivos (Wolfe, 2010).

La palabra “organismo” arrastraba un enorme contenido metafísico desde el idealismo alemán, por ello, por ejemplo, Georges Cuvier (1769-1832) casi no la utilizó en su obra. Para él lo importante era las condiciones de existencia de los seres vivos que lograban una armonía casi perfecta entre las partes entre sí y con el entorno (Benson, 1989).

Por otro lado, Jean Baptiste Lamarck (1744-1829) la utiliza más bien para referirse a la disposición de los órganos en el cuerpo, haciendo la distinción entre aquellos que se encuentran visibles para el ojo desnudo como lo es el sistema digestivo o respiratorio, llamándolos “*organism distinct*”, mientras que cuando no se pueden ver fácilmente se denominan “*organism indistinct*”.

Hacia la década de 1830, comienza a modificarse de nuevo la concepción del vocablo “organismo” para denominar al organismo adulto, desarrollado, como un todo unitario formado de diversas partes, que surge de algo que no tenía forma. Lo anterior, en consonancia con las fuertes críticas que recibe el preformismo. El óvulo fecundado es algo que no tiene forma, y a partir de éste punto se lleva a cabo el desarrollo de los organismos.

A mediados del siglo XIX, la utilización de la palabra “organismo” ya está muy extendida, asociada a las entidades individuales, y se utiliza en los ámbitos de la Anatomía comparada, la Fisiología, la Embriología, la Historia Natural y las teorías del medio ambiente. Se plantea que todo aquél que estudie la recién creada Biología,

debe estudiar el fenómeno de la vida sobre todo la organización interna en relación con las circunstancias externas. Las discusiones en torno a lo que es un organismo fueron constantes en ésta época; en particular, por el interés que existió por realizar el inventario de especies que habitaban el planeta. De esta forma, diferentes investigadores se enfrentarán a diferentes disputas al respecto de las características de tal o cual organismo.

De acuerdo con lo anterior, la palabra “organismo” ha tenido una gran cantidad de significados. A veces, se refería a las fibras o fuerzas que atraviesan el cuerpo y le dan forma en un sentido mecánico, otras sólo describían la fuerza que organiza a los seres vivos. También podía representar el alma que mantiene la vida o le da sentido al pensamiento humano, el principio mecánico de la vida, lo que mantiene a las partes del cuerpo trabajando de manera armónica e incluso el orden de las micropartículas vitales. Todos estos significados son muy diversos y cada investigador posee el suyo. Sorprendentemente, esta herencia conceptual se pierde en la segunda mitad del siglo XX, cuando la noción de organismo ya no hace referencia a sus partes, sino más bien a la unidad, al organismo individual.

5.2 ¿Qué es un individuo? Stephen Jay Gould

La evolución del concepto de organismo desde las nociones alquímicas de la Edad Media hasta el sinónimo de individuo, han tenido diferentes implicaciones de corte ontológico o epistemológico. Por tanto, un cuestionamiento importante en la Filosofía de la Biología es conocer el grado de compromiso ontológico con la noción de organismo individual. En este sentido las respuestas son muy diversas.

Por ejemplo, Wilson (1999) asegura que quizá no es fácil distinguir qué es un organismo porque es más fácil relacionarse con organismos que poseen las mismas características que poseen los caballos o los robles. Por ejemplo, se perciben como si estuvieran claramente diferenciados de su entorno y de otros organismos de su mismo tipo, lo cual facilita el contarlos. Además, se reproducen sexualmente, se desarrollan al parecer de una sola célula y cada uno de estos organismos es genéticamente homogéneo y multicelular. Asegura que cada organismo o entidad biológica debería concebirse como un individuo funcional si las partes que lo

componen están causalmente integradas en una sola unidad. Para Wilson, esto en realidad es muy complejo ya que hay muchos objetos que están integrados de forma causal y forman una sola entidad (Wilson, 1999; 2000).

Una gran cantidad de autores han tratado de caracterizar cuáles deberían de ser las propiedades de los seres vivos como organismos individuales (Wilson, 1999, 2000; Santelices, 1999; Laubichler, 2001; Gould, 2002; Pepper & Herron, 2008; Clarke, 2011; Huneman 2014a y 2014b). Sobre todo, porque para ellos es muy importante defender la noción de organismo individual. Se trata de una discusión que se está llevando a cabo en diferentes niveles y desde diferentes perspectivas.

Uno de los autores que recuperó parte de estas discusiones y desarrolló su propia propuesta fue Stephen Jay Gould. A él le importaba mucho establecer cuáles eran los criterios de individualidad, porque se quiso sumar a la propuesta de David Hull de que las especies sean consideradas individuos y sus integrantes como partes de ellas (Hull, 1978 [1992]).

En su magna obra, la *Estructura de la Teoría de la Evolución*, Gould argumenta que es necesario establecer cuáles son los requerimientos de la teoría darwiniana para contemplar cualquier entidad como individuo evolutivo susceptible de que actúe la selección en él; es decir, se trata de establecer cuáles son los criterios evolutivos para definir lo que es un individuo (Gould, 2002, p. 599). Propone que se utilice la noción de individuo para las unidades de selección evolutiva y organismo para el individuo convencional (en forma inversa a lo que propusieron Wilson y Sober, 1989).

Gould argumenta que para considerarlo un individuo (vivo) debe mantener una unicidad histórico-temporal (de manera tal que sea posible distinguirlo en forma discreta del resto del entorno) expresada en las siguientes propiedades (ver Tabla 5.2):

- 1) Debe tener un comienzo discreto y completamente definible, el cual, dependiendo del tipo de organismo, podría ser el nacimiento. De algunos organismos unicelulares, es difícil decir que "nacieron", pero tienen un origen discreto. (En el caso de los humanos, saber cuál es el momento preciso en que una persona es individual, resulta una pregunta abierta: sea

en el momento de la concepción, cuando posee un sistema nervioso desarrollado, o cuando nace.)

- 2) Debe tener un final discreto y definible, que en algunas ocasiones podríamos llamar muerte. Lo anterior significa que es posible definir una escala temporal específica de vida para todo individuo (biológico), lo cual los convierte en seres históricos.
- 3) Debe de mostrar estabilidad suficiente a lo largo de dicha escala temporal, en la que se muestre suficiente coherencia de sustancia y constancia de forma para que pueda ser reconocible continuamente durante toda su existencia como la misma cosa. Esta última propiedad en realidad puede dividirse a su vez en otras propiedades, como son:
 - a) **Cambio:** Por supuesto que los individuos pueden cambiar en el tiempo, mientras que la identidad se mantenga y, por supuesto, dentro de su escala temporal, las últimas fases no tendrían que ser parecidas a las primeras fases de la siguiente generación.
 - b) **Discreción y cohesión:** El individuo debe tener fronteras claras y coherentes durante todo el tiempo de su existencia (tiempo de vida). Partes del individuo no pueden convertirse en partes de otro individuo ni tampoco partes de otro individuo pueden ser incorporadas.
 - c) **Continuidad:** El individuo debe mantenerse de forma integral a lo largo de su tiempo de existencia, es decir debe de mantener una continuidad material. Por esta razón no puede ser un tipo de clase, porque los individuos se definen por filiación histórica y no por propiedades comunes.
 - d) **Funcionalidad:** Las diferentes partes de un organismo funcionan para que el individuo tenga fronteras estables y sus partes estén cohesionadas (Gould, 2002, p. 602).

Estos criterios por supuesto que no son suficientes para determinar qué es un individuo desde el punto de vista biológico-evolutivo. Tendríamos que agregar al menos aquellos relacionados específicamente con los seres vivos (Gould, 2002, pp. 608-613):

- 4) Reproducción. La individualidad implica que los organismos tengan la capacidad de reproducirse, es decir son entes con capacidades genealógicas.

- 5) Herencia. Los hijos deben de parecerse a los padres, es decir, debe de existir la posibilidad de establecer cuáles son las líneas genealógicas para evaluar quiénes tuvieron mayor éxito reproductivo.
- 6) Variación. Tal y como se discutió antes, la variación es fundamental para los procesos evolutivos, y es quizá un elemento ontológicamente fundamental en las jerarquías darwinianas.
- 7) Interacción. Las interacciones entre los individuos de una población con su propio entorno son muy importantes. Es posible, entonces, que a partir de la variación, las interacciones serán diferenciales, de forma que la descendencia que surja de cada individuo estará en relación directa al resultado de dichas interacciones: su éxito reproductivo. Como la capacidad de llevar a cabo dichas interacciones es un fenómeno hereditario, producto de la variación, tenemos un mecanismo causal: la selección natural. “El individuo que produce más de sí mismo a base de incrementar el porcentaje de su contribución a la herencia de la siguiente generación (como quiera que estén constituidos las unidades o elementos de la herencia) gana el juego evolutivo” (Gould, 2002, pp. 611-612).

La propuesta de Gould se encuentra inmersa en su perspectiva como paleontólogo, y particularmente a partir de la teoría del equilibrio puntuado, en la que los procesos se explican a partir de la evolución de las especies y no propiamente de las poblaciones o individuos. Por ello, para él es importante asumir a las especies como individuos (ver capítulo 7).

5.3 En defensa de la individualidad. Ellen Clarke

Otro ejemplo de lo que debería de ser un individuo lo desarrolla Ellen Clarke. Ella insiste en que es muy importante que se clarifique este concepto y, sobre todo, que se lleve a cabo algún tipo de arbitraje con respecto a las soluciones que propone. Una de las razones que argumenta parte del hecho de que uno de los pilares de la Cultura Occidental reside precisamente en la idea de la individualidad, ya sea desde el punto de vista moral, psicológico o social:

Nuestras mentes están separadas y coinciden físicamente con nuestros cuerpos separados en una forma que normalmente hace que sea muy fácil reconocernos y delinearlos unos de los otros. Otros organismos están físicamente delineados de la misma forma que los humanos, y automáticamente los tratamos como individuos también (Clarke 2011, p. 313).

Clarke asegura que ha habido muchas críticas a las propuestas que buscan establecer que los seres humanos son una mera colección de órganos y células, y aunque a las personas les gusta pensar que son parte de un colectivo, en realidad, nunca llegan al grado de asumir que la libertad o la autonomía personal sea sometida, ya que cada ser humano merece respeto y deferencia moral. Desde este punto de vista, aquello que los ecólogos observan son individuos que interactúan con los ecosistemas, y también la medicina les ve como individuos que se defienden de las enfermedades. Clarke (2011) asevera que incluso en las ciencias reduccionistas, los investigadores asumen que están tratando con organismos individuales.

Por otro lado, la Teoría de la Evolución, requiere, incluso en las formulaciones mínimas, de un tipo de unidad que debe ser replicada o copiada en forma variable para que sea diferencialmente seleccionada, y claro, una de las grandes discusiones en la Biología y en la Filosofía de la Biología tiene qué ver con cuáles son las unidades de la evolución, y cuáles son las unidades de selección. Lo cual a su vez nos conduce a otro gran problema de la Biología, que es el de adecuación o eficacia biológica (*fitness*), a partir del cual se pueden explicar los cambios relativos en las frecuencias de los genes. A fin de cuentas, la adecuación biológica surge del resultado de contar individuos. Los cambios en las frecuencias de los genes se experimentan a lo largo de generaciones de individuos que se reflejan en la modificación de los caracteres de los fenotipos.

Los biólogos implícitamente invocan una caracterización particular de individuo en cualquier momento. En él utilizan las nociones [generación, rasgo, fenotipo], y la elección de dicho concepto sobre otro, tendrá consecuencias, para sus teorías y explicaciones (Clarke, 2011, p. 313).

Para tratar de solucionar el problema, Clarke, plantea una serie de trece propiedades que deben de cumplir los organismos individuales y que pueden utilizarse para evaluar si un organismo es individual o no. Clarke también retoma muchas de las

discusiones previas al respecto de la noción de individualidad y propone las siguientes características:

- 1) **Reproducción o Persistencia.** La reproducción es esencial para la noción de individuo, ya que es el primer componente de que requiere la selección natural para que pueda actuar. La pregunta que surge es si la reproducción es algo necesario o bastaría con que los organismos tuvieran cierta variabilidad y la capacidad de "persistir". Para Bouchard (2008), por ejemplo, la reproducción sería redundante. El problema es que los organismos se reproducen, sea asexual o sexualmente, y es uno de los principales mecanismos generadores de diversidad, no importando de qué tipo de organismo individual se esté hablando, tanto si se trata de plásmidos como de vertebrados, e incluso de superorganismos
- 2) **Ciclo de vida.** Se trata de la repetición de los sucesos reproductivos de manera intergeneracional, y es lo que permite que nuevos individuos se generen a lo largo del tiempo. Este proceso parece cíclico, pero no es así necesariamente. En muchas ocasiones, los hijos no repiten el ciclo de los padres porque ellos ya no parten de cero. Sus padres realizaron modificaciones al medio lo suficientemente importantes como para favorecer la reproducción de los hijos. Por otro lado, en muchos organismos, como las biopelículas, se cree tener una idea de lo que pasa; pero quizá no sea así, ya que las relaciones entre los organismos pueden ser mucho más complejas e implican intercambio, no sólo de material genético sino de muchas otras cosas, como en el caso de los koalas, en los que hay intercambio de microbioma a partir de las heces.
- 3) **Genética.** La homogeneidad genética es utilizada para delimitar a organismos partiendo del hecho de que un individuo debería de tener cierta unidad u homogeneidad genética. Lo anterior aplicaría para cierto conjunto de organismos, pero es muy difícil aplicarlo a microorganismos que intercambian material genético de manera constante. Una característica fundamental de las biopelículas es la gran cantidad de DNA que existe en la matriz extracelular,

que se convierte en complicada de aplicar. Otra gran discusión es si los ejemplares de *Armillaria solidipes* son genéticamente homogéneos.¹⁸

- 4) **Sexo.** Se ha planteado que un individuo es el resultado de la unión de los gametos formando un cigoto, pero, y por ello los mecanismos de reproducción sexual usualmente se ven sólo como la unión de los genes de la madre y del padre, sin embargo, los organismos poseen mecanismos que implican otros tipos de reproducción sexual, como son la conjugación en organismos unicelulares y en hongos, y otros tipos de herencia, además de la genética (Jablonka & Lamb, 2013). Por lo que la sexualidad se debería de tomar como un conjunto de procesos complejos generadores de variabilidad. Sin olvidar, claro, las transferencias horizontales de material genético.
- 5) **Ciclos de vida con cuellos de botella.** Se refiere a que muchos organismos atraviesan por un cuello de botella al desarrollarse a partir de una célula germinal que finalmente se convierte en un adulto. Se hace mucho énfasis en la reproducción sexual tradicional. Para Maynard-Smith & Szathmáry (1995) los cuellos de botella son fundamentales para generar novedad evolutiva, pero es claro que lo observan sólo desde la típica reproducción sexual en la mayoría de los metazoarios y plantas superiores. Sin embargo, hay muchos organismos que no se reproducen sexualmente y que sus ciclos vitales no pasan por cuellos de botella (Ereshefsky & Pedroso, 2013).
- 6) **Separación de líneas germinal y somática.** Planteado por August Weismann (1834-1914), se refiere a que durante el desarrollo de los organismos existen grupos de células que son estériles y se dedican al desarrollo del organismo, y otras a la producción de células sexuales y la reproducción. Existe una división del trabajo necesaria en la que algunas partes del cuerpo se dedican a las funciones somáticas, y otras a las reproductivas. Ya Buss (1987) hizo énfasis en que no necesariamente todos los organismos pasan por dicha separación e incluso es posible que la aparición de la línea germinal ocurra en etapas tardías del desarrollo.

¹⁸ Ver, por ejemplo, en el Capítulo 7, cómo se definen las especies bacterianas con respecto a su material genético.

- 7) **Mecanismos de patrullaje.** Los mecanismos de patrullaje, sistemas anti-subversión o modificadores de conflictos, se plantean en aquellos sistemas en los que surgen conflictos entre grupos de individuos con el fin de evitar que uno obtenga más beneficios que el resto¹⁹. Lo que buscarían dichos sistemas sería controlar a todos los integrantes de una comunidad con el fin de que sean cooperadores, premiándolos, y castigando a los que no cooperen, intenten aprovecharse o traten de engañar al sistema. Ejemplos de esto serían la remoción de los huevos puestos por los trabajadores entre los insectos sociales y el encapsulamiento de los *cheaters* en las biopelículas (ver Capítulo 4; Visscher, 1996)²⁰.
- 8) **Fronteras espaciales y contigüidad.** Se trata de que los organismos tengan una existencia como un ente discreto, con fronteras bien definidas y sus partes formen un todo continuo, es decir que sea indentificables espacio-temporalmente. Las biopelículas (con el caso particular de los líquenes), *Armillaria solidipes* y los organismos modulares, son contra ejemplos de ello.
- 9) **Histocompatibilidad.** En este caso la discusión se centra en lo que es propio y ajeno, de acuerdo a propuestas inmunológicas, por lo que el individuo se define como el conjunto de partes o estructuras que no son atacadas por el mismo organismo, mientras que aquellas que sí lo son no pertenecen al individuo. De esta forma, el microbioma es parte del individuo, en tanto que las células cancerosas, no. Sin embargo, esto es muy difícil de verificar en una enorme cantidad de organismos, incluyendo muchos de los ejemplos arriba citados, que no poseen sistema inmune o que forman fácilmente relaciones con organismos ajenos (micorrizas, *biofilms*, etc.).
- 10) **Maximización de eficacia biológica.** Se asume que los organismos no sólo están formados por partes sino, además, que dichas partes están bajo selección para maximizar la adecuación inclusiva de la unidad. Pero esto ignora que en muchas ocasiones algunas de las partes pueden tener una

¹⁹ Un mecanismo extremo podría ser la segregación mendeliana durante la recombinación, en donde se busca imponer cierto tipo de equilibrio o balance durante la meiosis (Clarke, 2011).

²⁰ Los mecanismos de patrullaje tienen profundas consecuencias para la noción de organismo individual, ya que resulta entonces que lo importante tanto en los biofilms como en los grupos de insectos sociales, es el éxito de la comunidad y no de los individuos.

adecuación inclusiva en contra del proceso de selección del organismo individual, como en el caso de los transposones (Clarke, 2011).

- 11) **Cooperación y conflicto.** El individuo surge de la cooperación entre partes y no del conflicto entre ellas. De esta manera las fronteras de estas partes desaparecen generando así la unidad. Las fronteras del individuo original se hacen difusas porque depende del grado de cohesión entre los involucrados para saber si lo que se selecciona es el individuo o el grupo en conjunto. Un par de ejemplos son las relaciones simbióticas (ver Capítulo 3) y el grado de estrechez de la relación, o el de los superorganismos, en donde, al parecer, toda la colonia sería la seleccionada.
- 12) **Codispersión.** Los organismos de diferentes especies, relacionados mediante relaciones simbióticas, establecen muchas veces una relación tan estrecha, que cuando se llevan a cabo los mecanismos de dispersión, si sus mecanismos de reproducción están lo suficientemente alineados, ambas los llevan a cabo juntas, como en el caso de algunos líquenes. Otros ejemplos de esto son la relación que existe entre los mamíferos y su microbioma; el de la mitocondria y la célula eucariota e incluso el de las bacterias *Carsonella* y *Buchnera* asociadas a los insectos con los que establecen relaciones simbióticas. Entonces, ya que los mecanismos de dispersión se unen, se dice que ambas especies forman un solo individuo (Frank, 1997).
- 13) **Adaptaciones.** Esto parte del hecho de que las adaptaciones deben de ser individuales para que sean seleccionadas, pero hay algunas que no son individuales sino colectivas, como la matriz extracelular de las biopelículas, a menos que uno asuma que la biopelícula es un individuo. Lo mismo ocurre con todos los mecanismos asociados a comportamientos sociales, por ejemplo.

En su artículo, Clarke (2011) juega incluso con la idea de realizar una lista de organismos problemáticos, y verificar cuál aplica para qué organismos (ver Tabla 5.1). Acepta que su caracterización no es suficientemente robusta, y que debería imperar la pluralidad, ya que los científicos siempre encuentran un contraejemplo en el que no se ponen de acuerdo sobre si se trata de un organismo individual u otra

cosa. Insiste que urge resolver el problema, lo cual no puede suceder. Hay diferentes conceptos de individualidad porque la Biología no es una sola teoría. Al contrario, es una enorme red de teorías que tratan muy diversos problemas y fenómenos, por lo que cada una tendrá su propio concepto de individualidad.

Tabla 5.1 Lista de organismos problemáticos como individuos relacionándolos con la lista de propiedades desarrollada por Clarke (Modificado de Clarke, 2011, 322 p.)					
Propiedad	<i>Populus tremola</i>	Mascota (Perrito)	Colonia de abejas	<i>Physalia</i>	Bacteria
Intuición	No	Si	No	Si	Si
Sexo	Sin determinar	Si	No	Sin determinar	No
Cuello de botella	Sin determinar	Si	Si	Si	Si
Separación de la línea germinal de la somática	No	Si	Si	Si	No
Fronteras espaciales	Sin determinar	Si	No	Si	Si
Histocompatibilidad	Sin determinar	Si	Sin determinar	Si	Si
Adaptaciones	Sin determinar	Si	Si	Si	Si

5.4 La ontología del organismo individual

Tanto la propuesta de Gould (2002) como la de Clarke (2011) plantean diferentes propiedades para el individuo (ver Tabla 5.2). Ambas son incompatibles porque aluden a propiedades diferentes. Clarke incorpora algunas propiedades, como son los cuellos de botella, mecanismos de patrullaje e histocompatibilidad, que Gould no menciona. Para ambas caracterizaciones, los metazoarios son los ejemplos paradigmáticos, mientras que los *biofilms*, las relaciones simbióticas, los virus, las micorrizas, los termiteros, etc., quedan por fuera. En estos tipos de vida, al parecer, es casi imposible establecer qué es un organismo individual.

Todo parece indicar que existen presiones demasiado fuertes en contra de que los organismos establezcan fronteras definidas. Por el contrario, lo que vemos es que, de manera constante, los organismos se relacionan unos con otros atravesando las fronteras o haciéndolas difusas y generando innumerables relaciones a todos los niveles (Dyer, 1989).

Tabla 5.2. Comparación de listado de propiedades del individuo según Gould (2002) y Clarke (2011)			
Gould		Clarke	
1	Comienzo discreto	a	Reproducción o persistencia
2	Final discreto	b	Ciclo de vida
3	Estabilidad e identidad temporal	c	Genética
	a Cambio a lo largo del tiempo	d	Sexo
	b Discreción y cohesión	e	Ciclos de vida con cuellos de botella
	c Continuidad	f	Separación de línea germinal y somática
	d Funcionalidad	g	Mecanismos de patrullaje
4	Reproducción	h	Fronteras espaciales y contigüidad
5	Herencia	i	Histocompatibilidad
6	Variación	j	Maximización de eficacia biológica
7	Interacciones	k	Cooperación y conflicto
		l	Codispersión
		m	Adaptaciones

La vida es muy diversa y no tiene porqué responder a cualquier tipo de idea que se genere sobre ella. No hay consenso sobre cualquier concepto que se genere sobre el organismo individual. Por el contrario, si se genera algún concepto o alguna caracterización, siempre es posible encontrar contra ejemplos. Los metazoarios son sólo un grupo más de organismos en la biósfera, y ni siquiera son los más representativos.

Las teorías de las que surgen dichas caracterizaciones se diseñaron sólo para responder a las necesidades que plantea esa misma teoría. Por tanto, la ontología del organismo individual sólo existe en la teoría que la postula y seguramente partirá de una epistemología particular para detectar —si esto es posible— al organismo individual.

Cada teoría posee su metafísica particular (y seguramente su enorme carga ideológica); entonces, no tendríamos porqué asumir que todas deberían de responder de la misma forma a las mismas cosas. No se puede plantear que los elementos que están detrás de las teorías, paradigmas o desarrollos disciplinarios que utilizamos para establecer la noción del Otro, de la justicia o de la moral, se

puedan utilizar también para caracterizar al microbioma humano, a las biopelículas o la forma en la que actúa la selección natural.

En las JB el peldaño más importante es el del individuo, pero claramente no se trata de un peldaño común a toda la Biología. Cada teoría tiene el suyo. El problema radica en intentar asumir que la ontología de una teoría es aplicable a toda la disciplina. Quizá es momento de aceptar el pluralismo ontológico y señalar incluso que debería de haber JB que no incluyeran el peldaño de individuo o alguna en la que no fuera preponderante.

Capítulo 6. La noción de población y su relación con el enfoque poblacional

Si no podemos ponernos de acuerdo sobre los límites y el número de individuos para muchos sistemas biológicos, entonces, no podemos obtener nociones significativas de poblaciones definidas en términos de pertenencia o de otro tipo.²¹

6.1 ¿Cómo se define a la población?

De los tres conceptos discutidos en este documento, quizá el más robusto es el de individuo, con todo y la gran cantidad de problemas que tiene, tal como se discutió en el capítulo anterior. Si uno observa a su alrededor y, con base en las necesidades que plantea Ellen Clarke (2011), pareciera que, intuitivamente, los organismos individuales tienen asegurada su existencia a nivel ontológico. Pareciera que la individualidad es casi una propiedad de algunos seres vivos. Es difícil pensar en las JB sin el peldaño de individuo.

Por su parte, el concepto de especie también posee cierto vigor; y después de los esfuerzos taxonómicos de un sinnúmero de biólogos, pareciera que se comprende la importancia de la noción de especie, que se discutirá en el siguiente capítulo. Además, el concepto de especie es con el que parten las JB taxonómicas.

Ahora bien, el concepto de población biológica,²² además de ser el menos firme de los tres, es un concepto olvidado por la Filosofía de la Biología; ha sido poco abordado por los filósofos o por los biólogos, con todo y el papel central que juega tanto en Ecología como en Evolución:

Es el concepto central en los modelos de genética de poblaciones, genética ecológica, biología poblacional, ecología y ecología evolutiva. Las poblaciones son las entidades que evolucionan, antes que la evolución de las especies, además son las entidades con las que estudiamos abundancia y distribución (Millstein, 2009).

Por todo esto, dicho concepto parece tener un uso típicamente epistemológico e incluso metodológico; y, a menos que se tenga un enorme compromiso metafísico, no es posible afirmar su existencia real en el mundo. Es decir, sería muy complicado

²¹ Bouchard, Frederic. Darwinism without populations: a more inclusive understanding of the “Survival of the Fittest”. *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences* (2011), 42: 110.

²² Un tanto diferente del concepto de población utilizado en Demografía, el cual no discutiré en este documento, por ejemplo, Kreager, 2009.

asegurarle una naturaleza ontológica. Se trata de un concepto central para los estudios biológicos, ya sean ecológicos o evolutivos. Para muchos investigadores, es donde ocurre la acción, donde entran en juego las fuerzas evolutivas (Schaefer & Benton, 2006).

Es más o menos posible plantear algún tipo de frontera para los conceptos de especie e individuo; al menos intuitivamente uno puede imaginárselas: existen ejemplos que podríamos decir que son paradigmáticos, siendo el ser humano y la especie humana algunos de ellos. Esto no sucede con las poblaciones. Todo parece indicar que la población no posee fronteras definidas y su existencia depende más bien del tipo de teoría que se utiliza y de los organismos con los que se esté trabajando. Por ello, en este capítulo, se discutirán algunas definiciones de población, para analizar después qué tipo de fronteras pueden presentar y qué complicaciones existen al respecto. Para finalizar, se hace un recuento de la problemática que implica el llamado enfoque poblacional planteado por Ernst Mayr y su relación con el concepto de población.

Algunos libros de texto definen población de la siguiente manera:

La población está formada por un conjunto de individuos pertenecientes a una misma especie que vive en un determinado lugar. Los individuos que constituyen la población tienen el mismo patrimonio genético y son capaces de reproducirse entre sí [...] Las poblaciones muestran características precisas, entre éstas destacan la distribución espacial de los individuos, la densidad, la estructura, el tipo de crecimiento, las fluctuaciones en el tiempo y en el espacio (Domingo, 1997, p. 87).

La “población” —formada por individuos de una sola especie capaz de intercambiar material genético— es la unidad básica de los fenómenos ecológicos. Con respecto al grado de intercambio genético, la definición no es estricta (Remmert, 1980, p. 108).

Los grupos de organismos, que podríamos llamar poblaciones, experimentan descendencia con modificación. Las poblaciones se pueden subdividir, de tal forma que estas diferentes poblaciones provienen de una población ancestral común. Si cambios diferentes ocurren en varias poblaciones, la población diverge (Futuyma, 2005, p. 2).

En los tres casos las definiciones plantean que las poblaciones están formadas por organismos tan similares que es posible agruparlos en la misma especie, o al menos pertenecen a la misma comunidad reproductiva y pueden intercambiar

material genético con el fin de tener descendencia. Pueden pertenecer o no a la misma comunidad geográfica, ya que en algunos casos los ecólogos pueden referirse a la comunidad de aves de un determinado continente (Remmert, 1980).

Hay autores que prefieren separar lo que en las definiciones anteriores aparece como un todo. Ehrlich y Daily (1993) parten de dos definiciones de población. En primer lugar, está la población eco-demográfica, en la que se trata de un conjunto de individuos con capacidad reproductiva suficientemente aislado de otros grupos con los que se podrían reproducir, de tal manera que las fluctuaciones de dicho conjunto, no alteren el contenido de los otros conjuntos aledaños y viceversa. La otra es la definición de población mendeliana, la cual, se trata de una entidad definida genéticamente, que puede evolucionar de forma independiente de otras unidades del mismo tipo; es decir, su futuro evolutivo no está determinado de forma primaria por los flujos de información genética de otras poblaciones. En este caso, los autores insisten en que las poblaciones son más bien entidades geográficas, que pueden definirse (metodológicamente) como ecológicas o genéticas. Como podemos observar, ambas definiciones dependen de qué es lo que se toma en cuenta y, por lo tanto, dependen de la teoría.

Peter Godfrey-Smith (2008; 2009, p. 39) va un poco más allá y define lo que es una población darwiniana. En este caso, la población, está formada por un conjunto de individuos causalmente conectados en los que hay variación hereditaria que se refleja en un número diferente de descendientes. Se tiene entonces lo necesario para que la selección natural actúe en una población, pero lo anterior no ocurre necesariamente para todas las poblaciones, y no es suficiente para explicar el cambio evolutivo observable. Hay algunas poblaciones en las que sus integrantes no necesariamente están vinculados causalmente (por migraciones, por ejemplo), y la variación puede transmitirse de manera horizontal, y no necesariamente de padres a hijos.

Como es posible observar, las definiciones son ligeramente diferentes, pero, en lo que coinciden estos autores, es que la población se asume de manera más o menos intuitiva, como un conjunto de organismos geográficamente determinados, que pueden tener capacidad reproductiva diferencial, producto de la variación en sus

caracteres, con algún tipo de unidad genómica. En estos casos, se le puede dar énfasis a la cuestión geográfica o a la homogeneidad genética.

El estatus ontológico de la población parte de una fuerte aproximación al nominalismo; sobre todo a partir de tres tipos de relaciones. La primera sería la proximidad geográfica de los organismos; la segunda, la capacidad reproductiva que tengan entre ellos; y la tercera, tanto el acervo genético (pool genético), como la variación de los caracteres. La pregunta sería qué tipo de relación privilegian los investigadores.

La definición de población plantea entonces, un conflicto. Para comenzar se parte de dos ideas. La primera es que la población ocupa un espacio determinado, lo cual implica a su vez que es lo geográfico lo que podría definir a la población; es decir, las cuestiones geográficas son generadoras de fronteras. Este espacio determina —hasta cierto punto—, el medio ambiente de la población, que mediante interacciones constantes, provee alimento, refugio, depredadores, movimientos migratorios, etc. La segunda es que los individuos en la población sostendrán cierto tipo de interacciones entre ellos, como cooperación, competencia, reproducción, etcétera (Berryman, 1985).

La población no sólo es la agrupación de un conjunto de individuos que se integran de forma pasiva; no es un conjunto de canicas que se han tomado al azar. En los estudios ecológicos, la importancia de la población radica en investigar las relaciones entre sus integrantes, y con el medio ambiente. Desde el punto de vista metodológico, cuando se observa una población se asume que la posibilidad de interacción entre sus integrantes es la misma y que todos poseen las propiedades promedio.

La población se ha planteado como el concepto central en Ecología, ya que es fundamental para un sinnúmero de cuestiones entre las que destacan la administración de la biodiversidad y la conservación, además de ser un elemento básico de las fuerzas evolutivas. Es decir, la población es el campo de batalla de las fuerzas ecológicas y de las fuerzas evolutivas, a través de los procesos demográficos (Camus & Lima, 2002).

Para Berryman (2002), se trata del primer nivel de abstracción para trabajar con los organismos. Argumenta que es prácticamente imposible trabajar con los organismos individuales, y de esta forma se logra una organización mucho más clara en conceptos como comunidad, paisaje y ecosistema:

Existe cierta lógica, parsimonia y unidad al considerar a la población como la unidad fundamental de la Ecología, dado que este concepto está entrelazado y es interdependiente de la otra unidad conceptual, las especies. En orden, para definir a las especies, necesitamos saber qué es una población, y para definir a la población, requerimos el concepto de especie. [...] La especie y la población parecen ser las unidades necesarias y naturales con las cuales se puede construir la disciplina de la Ecología e incluso la Biología en general (Berryman, 2002, p. 440).

Berryman no es tan ingenuo para no discutir el enorme problema que significa definir el concepto de población, ya que la Ecología no es la excepción de lo que ocurre en muchas áreas de la ciencia en la que se gesta una inflación de conceptos para tratar de definir uno solo. De esta forma surgen conceptos tales como metapoblación, población local, población verdadera, grupo aislado geográficamente, unidad de conservación, etcétera.

Por tanto, la población de organismos en la naturaleza debería de ser percibido como un sistema dinámico en el que se necesita tomar en cuenta que la población se asienta en un lugar geográfico específico, y luego, que se requiere de la homogeneidad genética a lo largo de un tiempo dado. Finalmente, en la naturaleza es muy difícil encontrar poblaciones distribuidas homogéneamente por lo que lo común es encontrar parches de dispersión biológica (esto último ha dado origen a la dinámica ecológica de parches; Veblen, Kitzberger, & Villalba, 2005).

6.2 Población local y regional: las metapoblaciones

Otro problema que plantea el concepto de población es el que corresponde al área espacial en el que se asienta la población. Y es que no es lo mismo, por ejemplo, definir el espacio de una población para los áfidos que para la mariposa monarca. En el primer caso se trata quizá de una sola planta, tal vez de algunos metros cuadrados; el de la mariposa monarca incluye un área de 56 mil hectáreas sólo en México, y que además viaja cuatro mil 200 kilómetros cada año. Por ello, Berryman define a la población como:

Grupo de individuos de la misma especie que viven juntos en un área del tamaño suficiente para permitir la dispersión normal y/o el comportamiento migratorio, y en la que los cambios numéricos están básicamente determinados por los procesos de nacimiento y muerte (Berryman, 2002, p. 441).

Berryman considera que de esta forma se resuelve el problema de las metapoblaciones: si los organismos viven en áreas pequeñas, se trata de poblaciones locales o subpoblaciones, en las que hay movimientos de migración, mientras que si el área es excesivamente grande, entonces tenemos metapoblaciones. Por tanto, para Berryman las especies parecen ser un sistema cerrado; mientras para otros se trata de sistemas abiertos, sin posibilidad de establecer fronteras definidas (Camus & Lima, 2002).

El concepto de población local se basa en que los organismos interactúan principalmente entre ellos y responden a un medio específico; y a que estas poblaciones están fuertemente influenciadas por movimientos de inmigración y emigración, de tal forma que si una población se extingue hay enormes posibilidades de recolonización. Los ecólogos teóricos han planteado modelos en los que se analiza al individuo y la forma en la que interactúa, generando relaciones muy complejas, aún cuando la investigación se lleve a cabo en espacios homogéneos. Por otro lado, los ecólogos del paisaje se han dedicado a explicar, pero sobre todo a describir, las interacciones medioambientales de individuos reales y el movimiento de poblaciones; la Ecología de metapoblaciones parte de asumir que el paisaje está formado por parches idealizados de hábitat, donde se desarrollan poblaciones interconectadas por fenómenos migratorios (Hanski, 1998).

Las metapoblaciones se construyen a partir de colonias de intercrusa locales, estructuradas en un espacio específico, con la posibilidad de movimientos migratorios entre ellas, de forma que dichos movimientos pueden explicar los patrones de restablecimiento de alguna población local, tras su extinción (Hanski & Gaggiotti, 2004). Por ello, de acuerdo con Ilkka Hanski, el análisis de las metapoblaciones es muy importante, pues permite explicar, de forma mucho más comprensiva, qué pasa en el ámbito de la población. En muchas ocasiones una población se extingue o se halla cerca de que esto suceda (hábitat receptor) pero, gracias a poblaciones cercanas (hábitat productivo), se lleva a cabo el repoblamiento

de la población original (Hanski & Simberloff, 1997). El uso de conceptos como metapoblación es muy común en la administración de las especies, sobre todo en áreas de la Ecología como es la conservación de especies en peligro de extinción. Una metapoblación se define como:

Nosotros definimos metapoblación como un conjunto de poblaciones discretas de la misma especie, en la misma área geográfica, que pueden intercambiar individuos a través de migración, dispersión e incluso por movimiento mediado por los humanos (Akçakaya, Mills, & Doncaster, 2007).

Las metapoblaciones son muy importantes en los casos de corredores ecológicos, hábitats receptores o productivos, reintroducciones o translocaciones, incremento de colonizaciones y aumento de los hábitats efímeros a través de la acentuación del ciclo de vida. Dado que muchos hábitats se encuentran fragmentados, debido a la urbanización, a las prácticas agrícolas e incluso a las rutas de transporte, la metapoblación adquiere una gran importancia. Existen diferentes modelos para explicar las metapoblaciones, que van desde lo más simple, a lo más complejo. Por ejemplo, hay modelos que sólo indican la presencia o no de los organismos; otros se basan en las frecuencias de los estados de vida de los individuos; incluso hay los que hacen un seguimiento puntual de cada organismo, estos últimos son los más complejos.

Uno de los problemas de las metapoblaciones es que se definen con base en una sola especie y la mayor parte de las veces el trabajo de conservación está más bien relacionado con comunidades (integradas por diferentes especies), ya que depende del nivel trófico en el que se encuentre. Las metapoblaciones han sido la forma en que se ha llevado a cabo el trabajo con diversas especies (Akçakaya, Mills, & Doncaster, 2007). Por otro lado, las metapoblaciones desnudan otro problema, ¿cuál es en realidad el hábitat de una determinada población? La noción de hábitat también plantea dificultades, ya que no queda claro si se trata de un ambiente homogéneo y continuo o si por el contrario es un ambiente discreto y heterogéneo, lo cual da origen a los parches ecológicos.

Las metapoblaciones parten en realidad de una decisión metodológica relativamente arbitraria, ya que dependen de la tasa de movimientos migratorios entre las poblaciones y del grado de aislamiento entre sus subpoblaciones (ver

Figura 6.1). Si la tasa es alta, entonces pareciera que la metapoblación en realidad es una sola población, pero si la tasa es baja, entonces se hace conspicuo el surgimiento de poblaciones discretas, y es más fácil armar la metapoblación (Hanski & Simberloff, 1997).

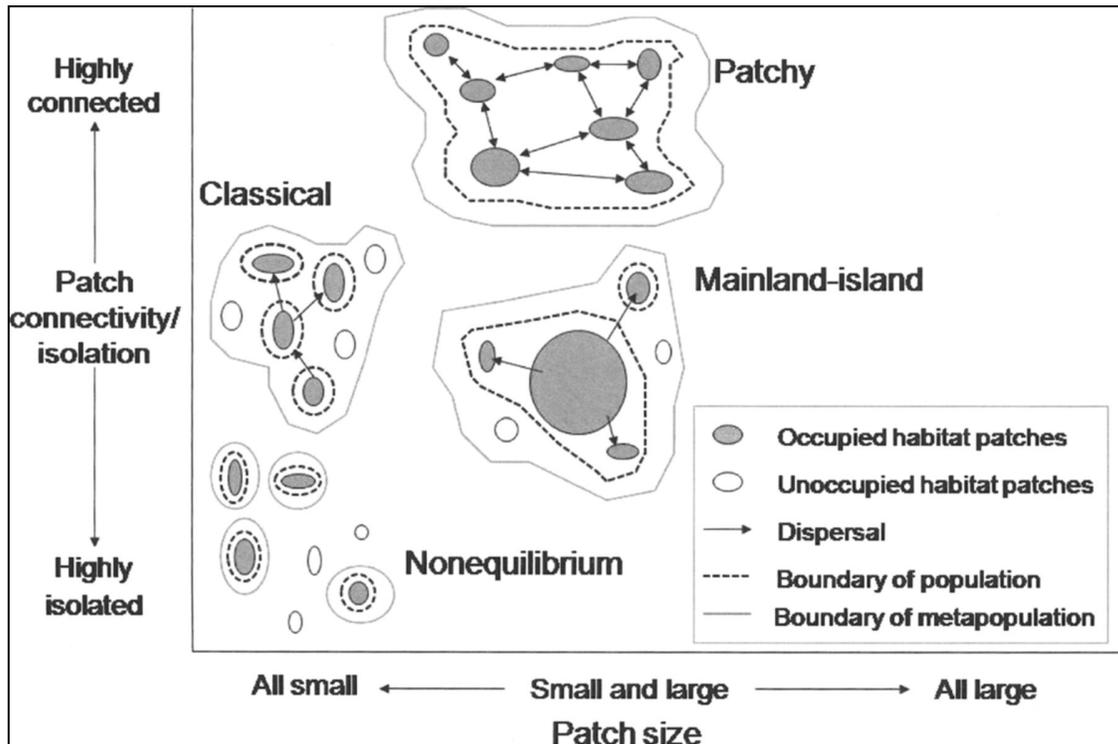


Figura 6.1. Modelos de metapoblaciones a partir del modelo clásico. Dichos modelos dependen del tamaño del parche o de grado de aislamiento. Se muestran los modelos clásico, fuera del equilibrio, de parches y con una isla principal (tomado de Aycrigg & Garton, 2014).

Pero la propia migración también tiene sus problemas. Usualmente se parte del hecho de que la migración es independiente de la densidad y que es casi azarosa entre las poblaciones, cuando en realidad la migración no depende del azar, sino claramente de la densidad, y de la condición de cada uno de los individuos, tanto como de sus interacciones. El éxito de una metapoblación depende en gran medida de la migración, particularmente si es producto de una gran densidad en las poblaciones originales, ya que esto último favorece incluso la colonización y por ende el crecimiento espacial y demográfico de la metapoblación (Hanski & Gaggiotti, 2004).

Camus y Lima (2002) argumentan que, dado el enorme crecimiento que han tenido los estudios poblacionales en Ecología, no es fácil plantear este tipo de disyuntivas; sin embargo, hacen un llamado a que siempre se especifique qué es lo que se entiende por local y regional, y que se defina con precisión, cuál es la unidad de análisis, con el fin de que se tomen las medidas acertadas en administración y conservación.

Baguette y Stevens (2003) arguyen que, independientemente de cómo se definan las poblaciones o las metapoblaciones, lo que no se debe dejar de lado es que, cuando se defina con claridad una determinada población, con base en sus variables demográficas, incluya las condiciones del medio ambiente donde se encuentra, ya que es el “teatro ambiental” donde las fuerzas selectivas le dan forma a las respuestas adaptativas, lo que a su vez detona los derroteros evolutivos por los que transitará esta especie. De otra forma, tanto la Ecología como la Evolución se convierten en disciplinas que no se tocan.

6.2.1 *La sensibilidad de la escala y fronteras difusas*

La noción de población tiene el problema de no poseer fronteras claras y definidas, ni espaciales ni temporales. Desde el punto de vista metodológico, la población se caracteriza con base en una perspectiva jerárquica. Y no basta con definir si se trata de una población local o de una metapoblación.

La Figura 6.2 muestra diferentes tipos de poblaciones anidadas. Cada uno de los recuadros (A, B, C, D) representa poblaciones con abundancia y densidad diferentes, con base en su proximidad espacial. En este caso, la escala es muy importante, porque es la que nos puede dar resultados completamente diferentes. El problema es que al parecer no hay algo que nos indique cuál es la escala apropiada y la mayor parte de las veces, en realidad se trata de una decisión metodológica más o menos arbitraria. Por tanto, las unidades poblacionales son entidades vagas que no tienen fronteras definidas.

Además, en la Naturaleza siempre existen “rezagados que desdibujan el margen de la población”, y no sólo desde el punto de vista espacial, sino también genético. Por tanto, no existen las fronteras definidas en el momento de establecer

una población. La población entonces enfrenta un doble dilema: por un lado, está la sensibilidad de la escala; por el otro, el no poseer fronteras definidas. Sin embargo, las poblaciones son fundamentales en la Biología. “Nosotros necesitamos las poblaciones. Todas las subdisciplinas biológicas presuponen el conocimiento de las poblaciones, y el pensamiento poblacional representa los cimientos de la revolución Darwiniana” (Schaefer & Benton, 2006, p. 239).

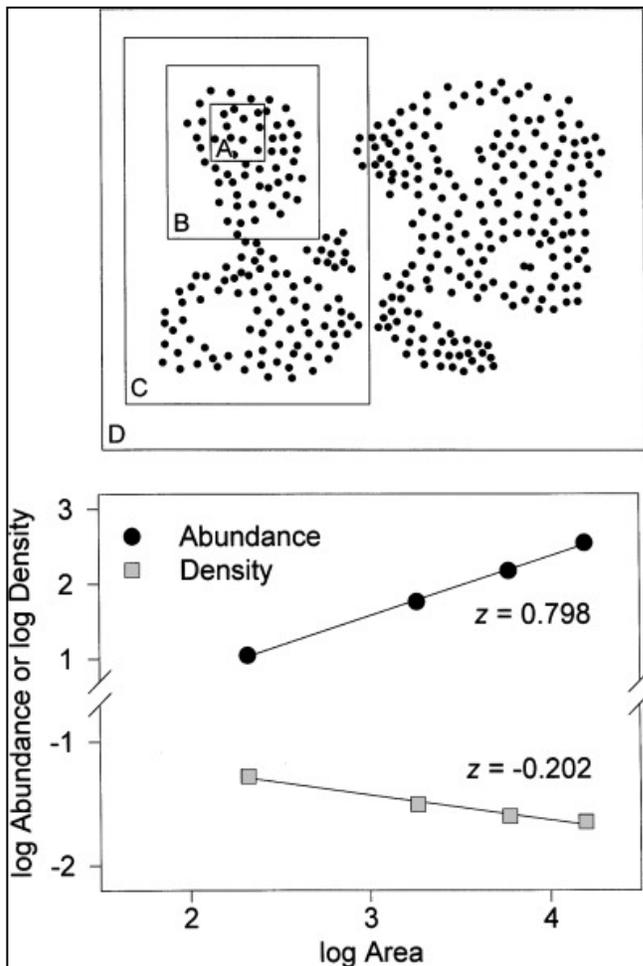


Figura 6.2. Arriba: población artificial con cuatro áreas de estudio anidadas: A, B, C, D. Abajo: gráfica que muestra cantidad de individuos y densidad. Se muestran las pendientes (z) de cada regresión (tomado de Schaefer & Benton, 2006).

Roberta Millstein (2009) ha intentado generar una definición causal de población. El concepto de población causal interaccionista (CIPC) se basa en asumir, siguiendo la tesis de Ghiselin (1974), que las poblaciones son individuos formados y pueden ser tratadas como tales, ya que son entidades localizadas en el espacio y en el tiempo, tienen un inicio y un final. Además, la población debe de ser diferente del concepto de especie, es decir, la especie estaría formada por poblaciones en las que

podría existir migración de individuos. La CIPC debe ser diferente a las metapoblaciones, ya que en realidad éstas son conjuntos de poblaciones de organismos de la misma especie. La CIPC también debería de ser independiente de la deriva génica y de la selección natural.

Con base en esto, se puede establecer una definición de población a partir de las relaciones causales entre sus integrantes. Básicamente, hay dos relaciones de tipo causal que pueden tomarse en cuenta: son las interacciones reproductivas y las interacciones de supervivencia. Con base en las primeras, una población se podría definir como el conjunto de organismos fuera de los cuales hay un nulo o mínimo de flujo genético; pero esto limita la definición de población sólo a organismos sexuales. También se pueden incluir aquellas relaciones causales que están involucradas en la “lucha por la existencia”, como la competencia o cooperación por determinado recurso. De esta forma ya se puede generar una definición de población:

Las poblaciones (en contextos evolutivos y ecológicos) consisten de al menos dos organismos de la misma especie quienes abarcan un tiempo apropiado de la especie, y se están reproduciendo o están involucrados en una lucha por la existencia darwiniana, o ambas. La población es el número más grande de organismos que están causalmente interconectados (incluyendo a los migrantes recientes), como parte de la población, si y sólo si, ellos mismos están involucrados con otros miembros de la misma especie (Millstein, 2009, p. 271).

Millstein subraya también que el problema que implica tomar en cuenta al medio ambiente para definir la población se diluye si se utiliza su criterio causal. Dado que los organismos están relacionados causalmente a través de la reproducción y la supervivencia, entonces, las fronteras de la población se establecen con base en las tasas de interacción entre los organismos. Es decir, la frontera de la población se delimita a partir de buscar el punto en el que las tasas de interacción sean mucho más grandes dentro de la población que hacia fuera (Millstein, 2014, p. 750).

Lo anterior claramente abre la puerta a que se plantee una definición operacional. De esta manera, la población se podría definir como aquello que los biólogos han escogido para estudiar las poblaciones: Con tantos problemas metodológicos, se trata más bien de una categoría que posee, cuando mucho, significado de corte epistemológico y nada más.

6.3. Los problemas del enfoque poblacional y su importancia ontológica

6.3.1 *Ernst Mayr: esencialismo y enfoque poblacional*

En varias de sus obras, Ernst Mayr (1982, 1988, 1991) hizo mucho énfasis en que la “Teoría Darwiniana” que explica la evolución de los seres vivos a través de un descendiente común, está formada en realidad por varias teorías, y que, si existía algún rechazo, se debía a que estaba en contra de algunas ideas filosóficas sumamente aceptadas. Una de estas discusiones sería la distinción ontológica entre el enfoque poblacional y el enfoque tipológico (Chung, 2003). Desde que la introdujo (1959), Mayr subrayó vehementemente dicha distinción y es fundamental en su obra. Algunos de sus trabajos están estructurados de manera que utiliza el contraste entre una perspectiva y otra para explicar desde su teoría de especiación (Mayr, 1999 [1942]) hasta la autonomía de la Biología (Mayr, 1982, 1988).

Todo parece indicar que la primera vez que Mayr utilizó tal distinción fue en su artículo para celebrar los cien años de la publicación del *El Origen de las especies por medio de la selección natural, o la preservación de las razas favorecidas en la lucha por la vida* de Charles R. Darwin (1859). En esta obra, Mayr asegura que Darwin es importante por tres razones: la gran cantidad de evidencia a favor de la evolución, el hecho de que propone a la Selección Natural como mecanismo de la evolución, y al reemplazo que hace del pensamiento tipológico por el pensamiento poblacional. Mayr (1959) caracteriza el enfoque tipológico (esencialista) como el que surge del hombre primitivo al clasificar la diversidad que lo rodeaba en categorías. “El *eidos* de Platón es la codificación filosófica formal de esta forma de pensar” (Mayr, 1959, p. 2). Así, lo que existe es un número limitado de ideas fijas, inmutables que son lo real y lo verdaderamente dado. La variabilidad observable en la naturaleza es tan sólo un pálido reflejo de aquellas. Estas ideas son discontinuas y no permiten el cambio, por lo que para Mayr, las ideas de Platón, se convierten en una imposibilidad lógica del proceso evolutivo o, en su caso, el proceso evolutivo tendría que llevarse a cabo a saltos. Mayr argumenta que esta fue la ontología en que se basaron los filósofos de los siglos XVII, XVIII y XIX, de manera que, si hubieran tenido oportunidad de conocer la Teoría de la Evolución, hubiera sido impensable para ellos (Mayr, 1959, p. 2).

También argumenta que el pensamiento poblacional es diametralmente opuesto. En este caso se destaca la originalidad de cada uno de los seres vivos. Cada animal o planta es diferente del resto de sus congéneres. Los organismos cambian constantemente y están hechos como entidades únicas que sólo pueden ser descritos en forma estadística. Los seres vivos cambian de forma constante, a lo largo de su desarrollo y cuando experimentan diferencias medioambientales.

Todos los organismos y los fenómenos orgánicos están compuestos de características únicas y pueden describirse de forma colectiva en términos estadísticos. Los individuos, o cualquier clase de entidades orgánicas, forman poblaciones de las cuales podemos determinar el promedio aritmético y las estadísticas de la variación. Los promedios son meras abstracciones estadísticas, sólo los individuos de los cuales la población está hecha son reales (Mayr, 1959, p. 2).

Por tanto, para Mayr, la distinción entre estos dos tipos de ontologías conduce a conclusiones completamente diferentes. Para el investigador que defienda la tesis tipológica lo que es real en la naturaleza es el tipo (*eidos*) y la variación de cada uno de los organismos es una mera ilusión, mientras que, para el *poblacionista*, el tipo surge del promedio de las características cambiantes de cada uno de los individuos.

Mayr asegura que el enfoque poblacional es una ruptura muy importante con la perspectiva esencialista o tipológica, la cual se había convertido en una de las principales ontologías de la Filosofía Occidental. Según él, lo que es posible observar en la naturaleza son poblaciones variables de organismos que están a su vez formadas por individuos que se encuentran alejadas de clases constantes (o tipos). Esto coincidía con lo que los naturalistas encontraban, ya que veían que los organismos que pertenecen a una misma población son sumamente diversos (Mayr, 1991).

Mayr subraya su postura a través de un doble ejercicio. Por un lado, asegura que el pensamiento tipológico es característico del racismo, en donde una raza posee ciertos atributos típicos o esenciales y lo que se busca es aquellos individuos que los poseen. Además, cada raza está separada de las demás. No hay intermedios (Levit & Meister, 2006). Por otro lado, en el pensamiento poblacional, asegura que la raza se define a partir de una serie de organismos con atributos similares, que es diferenciable de la población original, y que las razas ocurren en la mayoría de

plantas y animales. Es decir, se trata de poblaciones que se traslapan. Y, por supuesto, el tipo ideal no existe, sólo se trata de promedios de atributos (Mayr, 1959).

El otro ejercicio es a través del efecto del mecanismo de la selección natural. En el caso del enfoque tipológico, la selección natural actúa en un juego de todo o nada. Los “tipos” sobreviven o son rechazados. Mientras que, en el enfoque poblacional, lo que se selecciona son los individuos con ciertos atributos o características, de los que hay por cientos. No es un juego del todo o nada, sino depende de los atributos que el individuo posea y su capacidad para dejar descendientes (Mayr 1959, 1982).

Mayr asegura que la perspectiva poblacional va de la mano de la perspectiva evolutiva desarrollada por Darwin en *El Origen*, donde el gradualismo juega un papel fundamental (Mayr, 1988, pp. 15-16). De esta forma, lo que uno encuentra en las poblaciones es variación gradual sobre la que puede actuar la selección natural. La ontología esencialista es más consistente con fenómenos evolutivos a saltos (producto de mutaciones o fenómenos similares). Por tanto, para Mayr, el cambio de una ontología esencialista a una poblacional es lo que facilita el que se pueda comprender el papel de la selección natural en los procesos evolutivos. Según él, Darwin originalmente pensaba que se trataba de dos ideas separadas, pero poco a poco se fueron entrelazando de tal forma que uno no podría aceptar la evolución en forma gradual si no acepta el pensamiento poblacional.

6.3.2 *El origen del enfoque poblacional*

Pero, ¿qué tan diferentes podrían ser los individuos en una población? Lo suficiente para que sean reconocibles como pertenecientes a la misma especie, lo cual estaría dado por la capacidad de reconocimiento para la reproducción (Mayr, 1988, pp. 351-353).

La variabilidad de los organismos dentro de la población debe de ser en primer lugar muy abundante, porque si no la selección natural no puede actuar. Es decir, las estructuras que integran un organismo pueden variar y por tanto evolucionar. Darwin

en este sentido era muy claro. Incluso cuando se le planteaba el hecho de que quizá la evolución bajo domesticación podría llegar a cierto límite, respondió:

No se ha registrado un solo caso en que cese la variación bajo cultivo. Nuestras plantas cultivadas por más tiempo, como el trigo, ofrecen nuevas variedades: nuestros animales domesticados desde la antigüedad aún son capaces de rápida mejora o modificación (Darwin, 1998 [1859], p. 8).

La variación es una tesis muy importante para la teoría de la selección natural, tanto que en muchos casos sólo se expresa de manera implícita (Gould, 2002). Por otro lado, debe ser pequeña en amplitud, es decir, las variaciones no pueden ser tan grandes que en un sólo salto generen cambios tan extensos que surjan nuevas especies de una generación a otra o que incluso la reproducción ya no se pueda llevar a cabo. Si de una generación a otra se rompe la capacidad reproductiva entre los miembros de una misma población, entonces se habría generado una especie en un “salto”. Darwin se oponía fuertemente a la evolución de este tipo. Aseguraba —a riesgo de hacer falsa su propia teoría— que la evolución tenía que ser un proceso sumamente gradual (Gould, 2002).

Usualmente y de forma poco responsable, se dice que la variación es al azar, como si cualquier posibilidad fuera factible. Lo que se intenta decir es que la variación es independiente de la dirección del cambio evolutivo, la adaptación de los organismos no está involucrada en la generación de variantes dentro de la población (y claro, dicha variación debe ser heredable). De esta forma queda asegurada la evolución en los dos procesos planteados por la selección natural: la generación de variación abundante en primer lugar, sobre la que va a actuar la selección natural (Mayr, 1988).

Gould (2002, pp. 609-610) insiste en el carácter fundamental que tiene la variación en la teoría darwiniana:

Cuesta imaginar una reestructuración más radical del mundo material que la adopción darwiniana de la variación entre los miembros de una población como realidad última e irreducible, una inversión de la vieja noción platónica de que las esencias (aproximadas empíricamente a base de medir valores medios o intentar construir una forma abstracta ideal para luego buscar una encarnación real lo más cercana posible) definen la naturaleza de las cosas, mientras que la variación entre los individuos reales (organismos dentro de poblaciones, en nuestro ejemplo más relevante) sólo puede verse como “accidental” y juzgarse por la separación relativa de un ideal materialmente inalcanzable.

Este carácter fundamental que requieren las poblaciones de individuos es fundamental para entender a cabalidad el enfoque poblacional planteado por Mayr.

La variación al interior de las poblaciones es generada por varios mecanismos, entre los que destacan, no sólo aquellos relacionados con el tiempo de vida de un organismo como son 1) las variaciones a lo largo del desarrollo; sino también 2) las de la senectud; 3) aquellas que dependen de las estrategias de vida, como las que surgen de las diferencias en los sexos (sobre todo en animales); 4) las variaciones de las respuestas a partir de los retos del medio ambiente; 5) las que son producto de las mutaciones; 6) las que provienen de efectos de migración; 7) las que surgen de forma epigenética; y 8) la variación neutral (Williams, 1992, pp. 91-94).

Para Mayr, el enfoque poblacional es fundamental en Darwin, ya que permite la lucha por la existencia entre individuos de una misma población (Mayr, 1988, 224-225 pp).

Cuando uno observa a los individuos de la misma variedad o sub-variedad de nuestras más antiguas plantas cultivadas y animales [domesticados] lo primero que nos sorprende es que existen grandes diferencias entre ellos, mucho más de lo que uno podría esperar en la naturaleza (Darwin, 1998[1859], p. 7).

[En los organismos] encontramos diferencias muy pequeñas que se podrían llamar diferencias individuales como aquellas que aparecen en la descendencia de los mismos padres o que uno puede presumir que surgen en los individuos frecuentemente observados de una misma especie habitando alguna localidad confinada (Darwin, 1998[1859], p. 45).

Darwin pone el énfasis en las diferencias individuales, e históricamente quizá haya sido el primero en hacer dicho énfasis. Pareciera entonces que estuviera sentando las bases de lo que un siglo después Mayr denominaría enfoque poblacional.

A lo largo de sus obras, Darwin hace énfasis en que, si los organismos domesticados han variado mucho a partir de los cambios en sus condiciones de vida, entonces no es de extrañar que aquellos que son “salvajes” lo harán en la misma proporción. Por ejemplo, en su exitosa obra *La variación de plantas y animales bajo domesticación*, después de plantear la variación de forma muy específica en muchos organismos domesticados, y después de tratar de explicarla a través de su teoría de la pangénesis; al final del segundo tomo, Darwin lo plantea de la siguiente forma:

La variación de nuestras producciones domesticadas, tal como la podemos juzgar, es fluctuante y nunca termina. La plasticidad de toda su organización es uno de los más importantes hechos que podemos obtener de los detalles descritos antes en esta obra [...] El hombre ha domesticado muchas plantas y animales pertenecientes a muy diversas clases, y no lo hizo con un instinto profético que le dijera cuáles eran las variedades que más variaban, por tanto, podemos inferir que todas las especies naturales, si son sometidas a condiciones análogas, podrían en promedio, variar en la misma forma (Darwin, Ch., 1868, Vol.II, p. 406).

Por ejemplo, en su obra *Las diferentes formas de las flores en plantas de la misma especie* (Darwin, 1877), llega incluso a estudiar fenómenos como la heterostilia (Cohen, 2010) y la heteroantería (Vallejo-Marín & Et.al., 2009), en los que la variación es muy importante para facilitar la reproducción sin que quede mermado por un lado el vigor de las plantas (en la autofecundación) o que los polinizadores que se alimentan de polen, no lleven a cabo su función de forma adecuada.

La variación era algo muy importante para Darwin; se podría incluso decir que se trata de una propiedad esencial de la teoría, por lo que sería parte del compromiso metafísico de la teoría darwiniana. Por el contrario, el concepto de población, es sumamente difícil de rastrear en sus obras. Darwin, de forma insistente, pareciera asegurar que lo importante son los organismos individuales que conforman variedades, las cuales a su vez dan origen a las especies. Pero no siempre nos habla de poblaciones. Si uno se aproxima incluso a sus propios manuscritos como el *cuaderno B* (Darwin, *Notebook B*, 1837-1838),²³ el cual es uno de los más importantes de los manuscritos darwinianos, dado que es el primero que se refiere a la transmutación de las especies; el concepto población tan sólo aparece en cuatro ocasiones y no está relacionado ni con el mecanismo de selección natural ni tampoco, por ejemplo, con la lectura del famoso ensayo de Malthus *An Essay on the Principle of Population*. Darwin por tanto no hizo el menor intento por definir el concepto de población, con todo y que se había percatado de que los individuos forman poblaciones, y las poblaciones especies. Camus y Lima (2002) plantean que quizá no sería necesaria una definición de población para la ideología del siglo XIX. Por ello se ha insistido que Darwin tiene una fuerte inclinación a ser nominalista.

²³ Las páginas en las que Darwin utiliza la palabra “población” en su *Cuaderno B*, son las siguientes: 146, 147, 149 y 235. En ellas, la visión que utiliza se aproxima más a una visión más tipológica que poblacional.

A mediados del siglo XIX, el concepto de población se refería básicamente a los resultados del censo; es decir, al número de individuos que viven en un determinado lugar,²⁴ y es la forma en la que utiliza Darwin dicho concepto. En cambio, en ningún trabajo usa el concepto de población en el sentido de población biológica que tiene hoy (Hey, 2011).

En diversas obras, Mayr (1982, pp. 46-47; 1988, p. 225; 1991, p. 42) insiste que Darwin seguramente estaba rodeado de un grupo de personas que se dedicaban a la cría de ganado y que seguramente en su círculo social un tema de conversación habitual sería la forma en la que se podrían obtener mejoras en la crianza de caballos, perros o ganado. Estos criadores seguramente tenían la capacidad de identificar a individuos particulares en sus hatos, por lo que ésta perspectiva seguramente sería muy importante. La faceta de Darwin como criador de palomas es bien conocida, pero también crió animales conejos, patos, caballos, cerdos, ovejas, gallinas, etcétera (Huxley & Kettlewell, 1984, pp. 144-145). Por lo que de seguro tenía la capacidad de reconocer a individuos particulares de sus hatos y verificar la variación de cada uno de ellos.

A quien se le adjudica el origen del concepto de enfoque poblacional es al primo de Darwin, Francis Galton, ya que es el primero en estudiar la variación continua en las poblaciones. Fue el primero en describir que los promedios de las variables biológicas son en realidad construcciones conceptuales. Por ejemplo, las diferencias que uno puede encontrar al medir alguna característica en una determinada población son algo completamente real y no sólo el producto de la ineficiencia al medir. Es decir, lo que uno encuentra en las poblaciones naturales es la variación de las características. Claro que dicha variación depende a su vez de una gran cantidad de situaciones específicas ya que varía dependiendo del contexto (Gould, 2002, pp. 342-351).

Los trabajos estadísticos de Galton lo llevaron seguramente a reificar el concepto de población (y quizá también el de enfoque poblacional), aduciendo cierto valor de realidad, para adquirir un compromiso ontológico. Aunque esto no es del todo claro, sí es importante mencionar que hace mucho énfasis en la variación

²⁴ Esta definición está vigente, pero, sólo en el habla inglesa; ver, por ejemplo, Pearsall & Trumble, 1996.

individual dentro de la población, lo cual podría ser la semilla del enfoque poblacional. Esta idea la retomará Karl Pearson, quien a principios del siglo XX, será el primero en plantear la población como una comunidad con herencia mendeliana y cruza al azar (Hey, 2011).

Por otro lado, para Mayr, el origen del concepto de enfoque poblacional surge del trabajo de los naturalistas, quienes a su vez influenciaron a algunos genetistas como Sergej Chetverikov, Timofeeff-Ressovsky, Theodosius Dobzhansky y Edgar Anderson, todos los cuales fueron entrenados por sistemáticos, o habían trabajado muy de cerca de ellos (Mayr, 1988, p. 224-225). En sentido estricto, el primer genetista que incorporó dicho concepto fue Sergej Chetverikov, y fue desarrollado después por Theodosius Dobzhansky y Erwin Baur (Levit & Meister, 2006, p. 284).

Por tanto, el enfoque poblacional es un elemento fundamental de la teoría darwiniana, y trae implícito un determinado compromiso con una ontología diferente a la que propone en enfoque tipológico. Sin embargo, para algunos, el enfoque poblacional planteado por Mayr, responde más a una postura política que a un compromiso ontológico. Por ejemplo (Chung, 2003, p. 294) comenta que es probable que el enfoque poblacional se utilizara con otros fines. Uno de ellos podría ser legitimar las Ciencias Biológicas históricas (como la Sistemática, la Taxonomía y la Biología Evolutiva) en contra de la otra forma de hacer Biología que comenzaba a tener un importante despegue (presupuestal) como lo fue (y siguen siendo) las diferentes disciplinas que es posible integrar en la Biología Experimental (representada por la Biología Molecular, la Biología Celular, la Genética Molecular, etcétera), debido a que esta última se estaba comenzando a posicionar de forma muy importante en los diferentes espacios académicos, por tener métodos muy similares a la representación social de la Ciencia de la época.

Lo que hace Mayr con la distinción entre enfoque tipológico y enfoque poblacional es mostrar que hay áreas de la Biología que responden de otra forma a los requerimientos de la ciencia de la época. Y sobre todo, dado que el énfasis está puesto en el enfoque poblacional, intenta demostrar que la “nueva Biología” está centrada mucho más en el enfoque tipológico, de tal forma que se trata de dos formas diferentes de hacer Ciencia y por supuesto de ver el mundo. Pero, va más

allá, al plantear la utilidad de la aproximación naturalista y sobre todo su legitimación, al vincularla hasta Darwin de forma histórica; y también la legitima filosóficamente al señalar que se requiere del pensamiento poblacional para generar explicaciones adecuadas (Chung, 2003).

Jody Hey (2011) plantea que hay una confusión que se debe subrayar entre la noción de población y el enfoque poblacional. Por un lado, dice que si en el enfoque poblacional uno le da una enorme importancia a la variación de los individuos dentro de la población y en consonancia con los argumentos de Mayr, entonces la población es una construcción que no posee realidad. Sin embargo, para muchos biólogos, las poblaciones son algo real, además de ser fundamentales en muchas áreas de la Biología.

Bajo la interpretación de Mayr, el centro de la investigación se centra en la variación y la realidad del agregado (es decir, en la población) es rechazada en contraste con la realidad de las entidades variables. Pero, el significado biológico moderno de la población, la pieza central, es que se trata de una entidad real dinámica que evoluciona (Hey, 2011).

El concepto de población requiere claramente de una definición metodológica y depende del grupo de organismos con los que se trabaje para poder identificarlo. *Armillaria solidipes*, *Macrotermes*, *Termitomyces*, *Carsonella* y *Buchnera*, *Pseudomonas* y *Pelomyxa palustris* son organismos que plantean el reto de cómo se podría integrar una población, o qué tan real es una población con este tipo de organismos. Por ejemplo, en los casos de los géneros de *Carsonella* y *Buchnera* sólo se podría hacer referencia a las células al interior de un solo áfido, ya que son muy difíciles las interacciones entre las células que se encuentran en áfidos distintos. Por otro lado, dado que *Pelomyxa palustris* está formada por varios simbioses se dificulta el preguntarse si la población estaría formada por qué tipo de integrantes y hasta qué punto *Pseudomonas* juega un papel fundamental.

Una población de esta naturaleza tendría que hacer referencia a la metodología a partir de la cual se construyó. Eso automáticamente reduce de manera significativa la posibilidad de creer en una población como una entidad con una existencia real. No importa el tamaño del compromiso ontológico, las poblaciones de estos organismos difícilmente pueden tomarse como entidades reales. Si un investigador trabaja con metazoarios quizá sea sencillo el proceso

reificador por el cual le diera valor real a la población, pero los metazoarios están muy lejos de ser los organismos representativos de la vida en el planeta.

El concepto de población es un concepto teórico, por tanto, su validez depende de la teoría. Esto se podría extender a las JB. Los tipos de JB que se formulan dependen de la teoría y de a manera en la que se construyan. De esta forma, cada vez que se formularan algunas JB, se debería de indicar cuál es la teoría que le da sustento, o al menos cuál es la perspectiva desde la que se están construyendo.

Capítulo 7. La imposibilidad de la especie

En resumen, tendremos que tratar a las especies de la misma manera que los naturalistas tratan a los géneros, que admiten que los géneros son simplemente combinaciones artificiales hechas por conveniencia. esto puede no ser una perspectiva animadora; pero al menos estaremos liberados de la vana búsqueda de la esencia no descubierta e inexistente del término especie.²⁵

Quizás el peldaño más discutido de las JB, es el de especie biológica. Este concepto ha generado discrepancias desde el siglo XIX (Wilkins J. S., 2009), y a la fecha no hay una caracterización o definición que genere consenso entre los investigadores, o que se pueda aplicar a todos los seres vivos. Las definiciones son muy diversas, e investigadores de casi cada rama de la Filosofía o de la Biología han emitido algún tipo de definición sobre este peldaño.

En este capítulo se hace un breve análisis y crítica del concepto de especie biológica. Se establece la distinción entre especie como taxón y como categoría. Después, se busca ubicar este problema dentro de los ámbitos de la Biología y de la Filosofía de la Biología, ya que se ha nutrido de muy diferentes disciplinas y perspectivas. A continuación, se plantean clasificaciones del concepto de especie, con lo cual surgen complicaciones desde el punto de vista ontológico y epistemológico. Para finalizar, se sugiere que es posible esbozar, hasta cierto punto, un pragmatismo metodológico, sin olvidar que hay muchos grupos de organismos que han sido dejados de lado en estas discusiones, como son las bacterias y los virus, pues ambos casos requieren definiciones con una fuerte perspectiva metodológica, lo cual sugiere que este problema difícilmente se resolverá a la brevedad.

7.1 ¿Qué es una especie? Especie como taxón y como categoría

Si uno se aproxima al mundo natural, descubre que los organismos parecen estar agrupados en ciertas formas o tipos. No se encuentran formando un continuo, sino que se distribuyen en grupos de parentescos discretos. A estas diferentes formas los

²⁵ Darwin, C. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. (1859). Pag. 485.

biólogos los llaman especies. Sin embargo, no es sencillo hablar de especies; es un problema que ha generado muchas discusiones. Y no es un problema de oscuras discusiones reducidas a taxónomos o sistemáticos; por el contrario, atraviesa casi todos los campos de la Biología y todas sus ramas: de la Agricultura, de la Economía, e incluso de cuestiones culturales o filosóficas, ya que nosotros nos definimos también como una especie biológica, y mucho de lo que digamos sobre las especies modifica nuestra forma de percibir el mundo (Richards, 2010).



Figura 7.1 Ejemplos de especies biológicas: *Panthera leo*, *Panthera onca* y *Panthera tigris* (tomado de: https://commons.wikimedia.org/wiki/Panthera_leo#/media/File:P_I_Bleyenberghi.jpg; [/Panthera_onca#/media/File:Jaguar_sitting-edit1.jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/Panthera_onca#/media/File:Jaguar_sitting-edit1.jpg); [/Panthera_tigris#/media/File:a9/Cathay.jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/Panthera_tigris#/media/File:a9/Cathay.jpg)).

Para empezar, existen al menos dos significados para dicha noción que es importante aclarar. De forma muy básica, es posible reconocer que existe especie como categoría y especie como taxón. Habría que empezar con ésta última. Los biólogos cuando se refieren a una determinada especie, como *Panthera onca*, asumen que es posible agrupar bajo este nombre a los organismos que usualmente llaman jaguares. De esta forma, los organismos que se integran en *Panthera onca* son diferentes de aquellos que están agrupados, por ejemplo, en *Panthera leo* (ver Figura 7.1). Estos casos se refieren a la especie como una agrupación taxonómica. Entonces, la discusión se halla sólo en un determinado lugar: por qué ciertos

organismos se agrupan en *Panthera onca* y no en *Panthera leo*: mamífero, felino, carnívoro, robusto, con miembros cortos y musculosos; cabeza ancha, orejas pequeñas y redondeadas... (CONABIO, 2012). La discusión gira en torno a cuáles características hacen que un organismo se integre a dicha especie; por ejemplo, a partir del tamaño de las orejas o de la cabeza, etcétera. En este ámbito hay discusiones sobre si determinada especie debe incluir a las diferentes variedades y cómo debe hacerlo. Para ello, de acuerdo con nuestro ejemplo, se requiere ser especialista en felinos. Algunos biólogos y taxónomos asumen que las especies donde es posible agrupar a los organismos tienen una existencia real en la naturaleza, incluso con presencia ontológica, lo cual es muy discutible como veremos a continuación. Por tanto, para ellos, además de que existen los jaguares, como organismos individuales, también existe su agrupación como *Panthera onca*. Otros ejemplos de especie como taxón son *Homo sapiens*, *Drosophila melanogaster* y *Phaseolus vulgaris*.

Jody Hey (2001) plantea que es posible ubicar las discusiones en torno a las especies como taxón en tres grandes grupos: cuentas inflacionarias, conceptos en conflicto y especies difusas. En el primer caso, es usual que cuando se clasifica una nueva especie sólo se conozcan algunos ejemplares, no necesariamente los mejores para su determinación, por lo que, cuando se posee mayor evidencia es posible que se incremente el número de especies y el número de caracteres involucrados. Este tipo de problemas son comunes al estudio de fósiles, donde muchas veces se reconstruye la especie a partir de un solo ejemplar o de fragmentos. En este sentido, una serie de casos paradigmáticos (además de las discusiones en torno a los homínidos fósiles) es la fauna de Burgess-Shale, cuyos ejemplos típicos son *Anomalocaris canadensis* (Gould S. J., 1989) y *Hallucigenia sparsa*, (Smith & Caron, 2015).

En el caso de conceptos en conflicto, resulta que las caracterizaciones de ciertos organismos como integrantes de determinada especie no siempre son homogéneas. Puede ocurrir que dos biólogos que trabajan con los mismos ejemplares lleguen a conclusiones distintas, sobre la importancia de un determinado carácter y sobre la relevancia de las diferencias. Hey asegura que existen dos tipos

de biólogos, los que agrupan todo y vuelven de las diferencias algo insignificante, y los que creen que las pequeñas diferencias son fundamentales. Estos conflictos son muy comunes, por ejemplo los ornitólogos, pues para unos existen nueve mil especies en el mundo, mientras que para otros pueden ser veinte mil (Hey, 2001). Finalmente, hay especies cuyas fronteras son difíciles de establecer, por lo que se les llama especies difusas. Ocurre con frecuencia con algunos grupos de plantas, cuya caracterización es más bien algo arbitrario; pero es bastante común si las plantas de una determinada especie comparten genes con las plantas de otras especies vecinas.

Lo más extraño con respecto a las especies difusas es la forma en que han sido ignoradas. Las conclusiones de Darwin y de muchos otros biólogos, además de la evidencia de muchos estudios de especies indistintas no son nuevas. Muchos biólogos saben que las especies usualmente son incontables. De hecho, una discusión muy importante (ampliamente extendida, aunque varía en grado) reconoce que la diversidad biológica no puede ser caracterizada en especies distintas y contables (Hey, 2001, p. 21).

Es importante señalar que se han nombrado ya más de dos millones de especies que en general empatan con los conjuntos de organismos que evolucionan en la naturaleza, y cada uno de estos taxones ha sido el producto del esfuerzo del estudio de por lo menos una persona. Pero también se asume que todas las especies biológicas son equivalentes entre sí y que por tanto tienen la misma importancia biológica y el mismo estatus ontológico, lo cual es poco probable. Se puede argumentar que las especies de los vertebrados no tienen la misma importancia ni el mismo estatus que las especies de hongos o de bacterias y eso genera problemas muy profundos en la noción de especie como categoría.

Las especies biológicas deberían de tener algún contenido ontológico, ya que, si no lo tuvieran, existen muchas teorías biológicas que presuponen su existencia. Por otro lado, sería muy complicado justificar la preservación o la asignación de recursos para objetos que fueran solamente productos de la ficción de los biólogos. Se trata de una categoría fundamental de la organización biológica, tan importante como la célula o el organismo (de Queiroz, 2005).

Además, existe la noción de especie como categoría, es decir, la especie como el vocablo que designa al conjunto de especies. Si las especies como taxón

(agrupaciones de organismos) tienen una presencia ontológica en la naturaleza, el conjunto de las especies puede poseer cierto tipo de propiedades, entre las que destaca una existencia ontológica. En este caso, discutiríamos porqué llamamos especie a cierto conjunto de organismos. Es decir, al menos en potencia, se debería poder definir qué es una especie. La pregunta que se hacen los investigadores, biólogos, taxónomos, sistemáticos y filósofos es: si existen las especies (como taxón) en la naturaleza, será posible agruparlas bajo una sola definición de especie como categoría (Mayr, 1982, pp. 253-254).

La posibilidad de establecer una definición clara de lo que es una especie biológica es uno de los problemas más recalcitrantes por resolver en Biología, ya que se han generado infinidad de propuestas, y su importancia es enorme pues se trata de las unidades fundamentales en biodiversidad, además de ser la unidad fundamental de la evolución (Richards, 2010). Si no tenemos la capacidad para distinguir las especies, la evolución deja de tener sentido (Caponi, 2014; Hey, 2001).

Sin embargo, la noción se utiliza de muy diversas formas y perspectivas. No es lo mismo utilizarla para definir, por ejemplo, especies en peligro de extinción, y discutir dónde comienzan las diferencias específicas y dónde las variedades, que utilizarla como referente en procesos de colecta e identificación de individuos, donde el biólogo usa la especie como patrón de su trabajo.

Para aquellos biólogos que estudian la formación de especies en animales es muy probable que compartan la misma perspectiva de las especies, mientras que aquellos que estudian a las plantas, las cuales producen con mucha mayor facilidad híbridos, tendrán un significado diferente; aquellos que estudian cosas que rara vez registran intercambio de material genético, tendrán su propia visión, y los sistemáticos del nivel de especie tendrán también una posición diferente (Hey, 2001, p. 10).

Fisiólogos, bioquímicos, citólogos, etc., ven a la especie como la unidad de la evolución a partir de la cual pueden ubicar las muestras con las que trabajan. Para los paleontólogos, es una diminuta sección de un linaje determinado. Por tanto, la noción de especie es un concepto central en muchas de las áreas de la Biología, y en muchos casos funciona como concepto integrador.

Algunos autores han planteado nombres específicos para grupos particulares de organismos. Por ejemplo, están las agamospecies, que son las que solamente

se reproducen asexualmente o las paleoespecies, que surgen de la paleontología (Hey, 2001; Wilkins, 2011). Lo anterior, además de complicar la nomenclatura, no termina por resolver el problema.

7.2 El problema del concepto de especie

Todo indica que el problema de la definición del término especie (como categoría), que tanto requieren los biólogos, no es un problema estrictamente biológico, sino también de índole filosófica e histórica. Al parecer, fue George Romanes (1848–1894) quien enunció este problema por primera vez, cuando en su obra *Darwin y después de Darwin* (1892) describió por lo menos cinco diferentes definiciones de especie biológica (Wilkins J. S., 2010)²⁶. Quizás sea importante subrayar que independientemente del significado o de la definición de especie, los biólogos y muchos otros profesionistas la utilizan constantemente como categoría que agrupa a los organismos. Por tanto, no sólo se trata de la utilización de un concepto, sino de una necesidad real, ya que no hay formas alternativas para referirnos a los grupos de organismos (Hey, 2001). Y no hay absolutamente nada que nos asegure que dicha definición será sencilla o corta, y mucho menos si se utiliza para describir una realidad compleja, difusa e incierta.

Por un lado, está asociado a otros términos igualmente complejos, con un alto contenido empírico, como evolución, variación, carácter, selección, competencia, nicho, extinción, reproducción, genotipo, fenotipo, simbiosis, etcétera. Algunos de estos términos tienen también un origen estrictamente biológico, pero al paso de los años se han convertido en conceptos con un alto contenido semántico y con muy

²⁶ Las definiciones de especie que plantea Romanes en su obra de acuerdo con Wilkins (2009, p. 167), son las siguientes:

- 1) Grupo de individuos que descienden por generación natural de un tipo original y especialmente creado (Romanes dice que es virtualmente obsoleta).
- 2) Grupo de individuos que siendo completamente fértiles entre ellos son estériles con cualquier otro individuo o, en su caso, no generan híbridos fértiles.
- 3) Grupo de individuos que aunque comparte una gran cantidad de caracteres con otros individuos coincide en presentar uno más caracteres de una clase particular con una cierto grado de distinción.
- 4) Grupo de individuos que aunque comparte una gran cantidad de caracteres con otros individuos coincide en presentar uno o más caracteres de una clase hereditaria y particular, con cierto grado de distinción.
- 5) Grupo de individuos que aunque comparte una gran cantidad de caracteres con otros individuos coincide en presentar uno o más caracteres de una clase adaptativa, hereditaria y particular, con cierto grado de distinción.

diversos significados (Stamos, 2003, p. 6). Por otro lado, si el término especie está relacionado con otros términos como son los de característica, similitud, individuo y población, que también tienen una fuerte carga ontológica, entonces el problema de las especies, no sólo es empírico, sino también metafísico, por lo que se trata de un problema de metafísica práctica, como dice Ereshefsky (1992).

Es un problema que han abordado tanto filósofos como biólogos, porque los biólogos constantemente se tienen que enfrentar a las dificultades que implica el trabajo empírico con organismos, lo cual a su vez les plantea interrogantes que sólo se pueden contestar desde la metafísica. Por otro lado, los filósofos no pueden realizar su trabajo metafísico ignorando las evidencias que aportan los biólogos.

Es raro encontrar a un biólogo que escriba sobre este problema sin alguna referencia a la literatura relevante escrita por filósofos, y se ha vuelto prácticamente imposible encontrar a un filósofo que escriba sobre este problema sin alguna referencia a la literatura biológica (Stamos 2003, p. 7).

Existe cierto consenso sobre la idea de que debe de existir un concepto de especie, y muchos filósofos y biólogos se han dedicado a encontrarlo. En muchos casos, aunque no hay acuerdos, se reconoce que existen ciertos conceptos que comparten ciertos elementos, por lo que cada nueva propuesta no demuestra que el resto de los conceptos está equivocado, sino que comparte ciertas características con algunos de ellos.

Elliot Sober (1980, p. 352) propone que una forma de resolver este dilema es a través del hecho de que las propiedades de los grupos pueden ser descubiertas. El promedio del cuello de las jirafas es algo que puede describirse, como cualquier otra propiedad que se esté interesado en medir dentro de la población. Los grupos de individuos tienen una gran cantidad de propiedades medibles y, por supuesto, esta es una característica muy importante a tomar en cuenta con respecto a la formulación de la noción de especie.

El problema de la definición de la especie está fuertemente relacionado con el problema metafísico de los universales y su relación con los particulares. Pero, este problema a su vez está conectado con el problema del realismo. Aunque ambos problemas (de los universales y del realismo) escapan a los fines de esta investigación, es necesario subrayar que la solución que se dé al problema de la

definición de la especie implica una postura clara ante esas disyuntivas filosóficas. A continuación, se plantea qué papel juegan el nominalismo y los universales en el problema de la especie.

7.3 El papel del nominalismo

El nominalismo es una vieja postura ontológica en la que hay un rechazo tajante a los universales y lo único que existe es el individuo o los objetos particulares (Rodríguez-Pereyra, 2009). Este es uno de los grandes problemas de la metafísica tradicional. Básicamente, hay dos tipos de nominalismo; por un lado, el que es parte de una tradición metafísica surgida en la Edad Media, que rechaza los universales. Este tipo de nominalismo asegura que sólo existen los objetos particulares y que todo lo que hay es particular. Los objetos universales son aquellos que pueden ser instanciados por diferentes entidades. Por ejemplo, “blancura” podría ser un universal, y aquellos objetos que son blancos son los particulares de dicho universal. Cada objeto de color blanco puede ser instanciado por blancura. Sin embargo, los particulares no pueden instanciar nada. Esta hoja en la que se escribe es blanca, puede ser instanciada por la blancura, pero no instancia nada. Es el tipo de nominalismo más tradicional: se le denomina nominalismo fuerte y es el que se aborda en el texto. Es parte de la pregunta clave sobre si existen los universales en la realidad. Es decir, tendría que responderse la pregunta ¿en dónde existe la blancura? Tenemos al menos dos opciones: si asumimos que la blancura existe con independencia de los objetos que instancia, entonces se dice que optamos por un realismo sobre los universales que existen fuera del espacio y del tiempo. Por tanto, se trata de objetos abstractos, y al estar fuera del espacio y del tiempo, son causalmente inertes, porque no hay manera de que algo actúe sobre ellos o que ellos actúen, porque solo tienen la capacidad de instanciar a los objetos en concreto. En cambio, si lo que afirmo es que la blancura sólo existe en las cosas que instancia, es decir su existencia depende de los objetos en los que existe, entonces los universales pueden ser modificados en el espacio y en tiempo de la forma que lo hago al escribir esta página: es decir, son objetos concretos (Szabó, 2005). Por supuesto, esto significa que pueden estar al mismo tiempo en diferentes objetos,

cosa que no pasa con los particulares. La blancura puede estar en todas las hojas blancas de éste documento, pero la hoja sobre la que se escribe sólo es esta.

El nominalismo con base en universales podría sugerir que hay una clara separación entre universales y particulares, pero esto no es así. Algo es universal sólo si puede ser instanciado por más de una entidad; por lo tanto, un universal puede ser instanciado por varios particulares (al menos más de uno) o por varios universales. Entonces, conceptos como “riqueza” o “pobreza” tienen particulares que son instancias de ellos, mientras que particulares como Tierra o Darwin, no (Rodríguez-Pereyra, 2009). Este nominalismo podría denominarse nominalismo con base en universales.

La pregunta es si desde la perspectiva ontológica existen universales como “pobreza” o “riqueza”. Existen los ricos o los pobres, pero la cuestión es si las nociones “riqueza” o “pobreza” existen de forma independiente a los objetos que las instancian. Si esto es así, entonces la riqueza existe fuera del espacio y del tiempo; es decir, es inerte de forma causal y por ello se trata de un objeto abstracto. Uno puede asegurar, por otro lado, que los universales sólo existen en las instancias que los poseen. Por tanto, su existencia está referida a un espacio y un tiempo y se trata de objetos abstractos. En este caso, es lógico pensar que los universales pueden estar al mismo tiempo en diferentes lugares (p. ej. en todos aquellos que sean ricos). De acuerdo con lo anterior, los universales o están fuera del espacio y del tiempo o pueden estar en diferentes lugares al mismo tiempo. Esto claramente no es posible con los objetos particulares.

Los nominalistas plantean que en el mundo sólo existen particulares. Esto implica cierto tipo de realismo que podríamos calificar de ingenuo. Pero, siguiendo los argumentos de Sober (1980), podríamos plantear, por ejemplo, que se puede calcular el promedio de la longitud del cuello de un grupo de jirafas. En ese caso no se trata de un particular concreto sino de una abstracción de contenido empírico que puede obtenerse por métodos simples sobre un conjunto de objetos abstractos.

Ambas formas de nominalismo son independientes, pero no necesariamente excluyentes, y puede ocurrir que una persona sea nominalista en un sentido, pero no en el otro. En realidad, abre una gran cantidad de posibilidades ontológicas, porque

puede ser que se rechace cierto tipo de objetos abstractos o universales porque no todos los objetos de este tipo son iguales. Por ejemplo, existen propiedades, números, proposiciones, incluso mundos posibles, etcétera. Entonces, puede que se rechacen las proposiciones y no el resto de los objetos. O puede que alguien acepte los universales asumiendo que sólo es posible aceptar los que son espacio-temporales. Esta persona es nominalista de la segunda forma, pero no de la primera (Rodríguez-Pereyra, 2009).

Por tanto, podemos decir que, en el caso de las discusiones en Biología, debemos distinguir con claridad de qué tipo de nominalismo se trata. Por ejemplo, puede haber investigadores que consideren que las especies como taxón tengan existencia en los organismos en los que ocurre la instanciación, pero no al asumir la especie como categoría, en donde se podría tener una postura más nominalista. Es decir, se puede asegurar que existen las especies tales como *Panthera onca* y que las propiedades que la integran sólo requieren ser “descubiertas”; pero asumir que la definición de especie no existe. En este sentido es interesante la postura de Jody Hey (2001, p. 182) quien asegura que:

Quizá los biólogos se deberían repetir esta letanía: No confundas las categorías con entidades, no confundas taxones con especies reales, los taxones son categorías mentales que corresponden a patrones en el mundo y no son grupos evolutivos. Las especies como taxones son aquellas categorías a las cuales les damos el rango del taxón especies.

Plantea que los biólogos, los biólogos evolutivos y los taxónomos han tenido la esperanza de que las especies como taxones puedan coincidir con verdaderos grupos evolutivos distintos, lo que podría sugerir un nominalismo con base en los universales. Pero esto es exactamente lo que no sucede; para la mayoría de los taxones se trata de objetos difusos y sus partes no son claramente diferenciables.

Como vemos, la postura de Hey no cae de manera trivial en ninguno de los nominalismos que discutimos arriba y eso es lo que encontramos en casi todos los autores que han intentado definir el problema de las especies. La mayoría de las veces, se parte de realismos y universales sofisticados que sólo enrarecen cada vez más el ambiente. Para mostrar lo anterior, a continuación, se plantean algunas clasificaciones del concepto de especie como categoría.

7.4 Clasificación de las nociones de especie

Quizá, tal como dice Kitcher (1984 [1992]), la mejor definición de la categoría de especie es la del cínico: especie son aquellos organismos que pueden ser reconocidos como especie por los taxónomos competentes, y claro, que los taxónomos competentes son aquellos que distinguen las verdaderas especies. Wilkins (2011) va a retomar esta propuesta de forma un poco matizada.

Las clasificaciones de las definiciones de especie no son exhaustivas ni excluyentes. Por el contrario, en realidad, casi cada autor ha tratado de generar sus propias definiciones y muchos de ellos han intentado hacer sus propias clasificaciones. Algunas de ellas se han realizado desde criterios más bien biológicos, como la primera que hizo Wilkins (2002); mientras que otras parten de criterios filosóficos, como la que plantea Stamos (2006), y es que la enorme cantidad de definiciones de especie biológica es sorprendente.

Las especies se pueden clasificar de muy diversas maneras y obviamente tienen repercusiones en casi todas las áreas de la Biología. Algunas de las definiciones tienen presupuestos ontológicos muy profundos, mientras otras parten de visiones más bien epistemológicas, o se construyen a partir del trabajo de campo y, por ende, su visión es más bien metodológica.

En su célebre artículo sobre las definiciones de especies, Wilkins (2011, p. 4) ironiza diciendo que el número de definiciones de especies que existe en una habitación en un determinado momento, es $n+1$ con respecto al número n de biólogos que haya en dicha habitación. En 2002 había publicado un artículo en el que recogía al menos 26 definiciones de especie (ver Tabla 7.1).

Es importante subrayar que cada uno de estos conceptos se refiere a distintos fenómenos que se han encontrado en la Naturaleza. Por ejemplo, la “compiloespecie” se refiere a especies de organismos que saquean el genoma de otras especies; y la Notoespecie se refiere a los fenómenos de hibridación entre las orquídeas. En este caso, tenemos un conjunto de conceptos que no se refieren a taxones específicos, pero tampoco a la categoría de especie. Podríamos decir que se encuentran entre esos dos extremos.

Agamospecies	Ecospecies	Especies de Hennig	Notoespecies (híbridas)
Especies Autapomórficas	Especies Evolutivas	Especies internodales	Fenoespecies
Biospecies	Unidad evolutiva significativa	Unidades taxonómicas menos	Especies de reconocimiento
Cladospecies	Especie de concordancia	Especies monofiléticas	Especies de competencia
Especies	Especies génicas	Morfoespecies	Especies sucesionales
Compiloespecies	Especies genéticas	Especies no dimensionales	Especies taxonómicas
Especies compuestas	Agrupaciones genotípicas		

Posteriormente, Wilkins (2011) asegura que existe una definición básica y siete formas de identificar a las especies, antes que verdaderas definiciones de especies (ver Tabla 7.2). Originalmente, plantea siete definiciones, pero agrega un principio que denomina “concepción generadora de las especies” y se refiere a la primera definición de especie biológica formulada por John Ray (1627-1705) en 1686, la cual planteaba que las especies se podrían definir a partir de que la progenie se parece a sus padres (lo cual se conoce como tocogenia). Para Wilkins es la versión por defecto que va a prevalecer hasta Darwin, con todo y que Darwin también la va a utilizar, y es muy común encontrarla en la biología moderna. En esta, Wilkins se aleja un poco de su clasificación inicial y se aproxima más a las hechas desde la Filosofía, que intentan dar cuenta de la especie como categoría, abandonando las cuestiones anecdóticas de la Biología.

Agamospecies	Especies asexuales
Biospecies	Especies sexuales aisladas reproductivamente
Ecospecies	Inquilinos de nichos ecológicos
Especies evolutivas	Linajes que evolucionan
Especies genéticas	Especies que poseen un acervo genético común
Morfoespecies	Especies definidas por su forma o por su fenotipo
Especies taxonómicas	Lo que los taxónomos llaman especies
Concepción generadora de las especies	La progenie se parece a sus padres (tocogenia)

Philip Kitcher (1984 [1992]) plantea otra clasificación de las definiciones de especie (ver Tabla 7.3), con base en un realismo plural, por lo que es claro que no se compromete con ninguna postura ontológica. En dicha clasificación divide las definiciones de especie en formadas como conceptos estructurales y como conceptos históricos. Conceptos estructurales se refiere a las definiciones que tienen qué ver con mecanismos, procesos, patrones de desarrollo, etcétera. y conceptos históricos serían aquellos que tienen un componente filogenético-poblacional.

Conceptos estructurales (causas próximas)	Con estructura genética común	
	Con estructura cromosómica común	
	Programa de desarrollo común	
Conceptos históricos (causas últimas)	La continuidad es lo prioritario	Aislamiento reproductivo (Henning, Wiley)
		Distinción ecológica (van Valen)
		Distinción morfológica (práctica paleontológica)
	La prioridad es la división reproductiva	Aislamiento reproductivo (Mayr, Dobzhansky)
		Distinción ecológica
		Distinción morfológica

Por supuesto, que hay otras clasificaciones del concepto de especie. En la Tabla 7.4 aparece la clasificación por pares de los trabajos de Richards (2010), quien parte del hecho de que es posible colocar las definiciones de especies en diadas. Quizá la clasificación más completa al respecto sea la esbozada por David Stamos, ya que parte de posturas ontológicas y con base en ella se desarrollarán las principales definiciones de especie.

Tabla 7.4. Comparación de las definiciones de especies según Richards (2010) por diadas		
La tercera columna señala el tipo de compromiso filosófico		
Reales extramentales	Irreales (Nominalismo)	Compromiso ontológico
Clases abstractas	Individuos concretos	Compromiso ontológico y metodológico
Entidades horizontales (sincrónicas en el tiempo)	Entidades verticales (diacrónicas en el tiempo)	Compromiso con el tipo de tiempo utilizado: el compromiso es más bien metodológico
Polifiléticas	Monofiléticas	En cuanto a su origen
Patrones	Procesos	Epistemológicas
Consistentes con las reconstrucciones históricas	No consistentes	

Stamos (2003, p. 21) asegura que es posible clasificar las definiciones del término especie en dos grandes tipos: aquellas donde las especies son entidades físicas reales en la naturaleza, y aquellas donde aparecen como entidades abstractas que sólo existen en la mente de los investigadores.

Esta división no es completamente excluyente. Algunas de las conceptualizaciones de las especies como entidades físicas incluyen las que consideran que las especies pueden ser individuos, conjuntos (universales numéricos), clados o linajes. Por su parte, aquellas donde las especies son abstracciones, pueden agruparse como clases elementales estrictamente esencialistas, como agrupaciones de clases no esencialistas e incluso como nichos ecológicos no esencialistas.

En la sección que sigue se intenta realizar una taxonomía de las diferentes definiciones de especie, en las que, por supuesto, hay inconsistencias, contradicciones y problemas de todo tipo: ontológicos, epistemológicos y metodológicos.

La Tabla 7.5 muestra la clasificación de los términos de especies con base en algunas posturas filosóficas, planteamientos ontológicos y diferentes teorías biológicas asociada a sus diferentes autores. A continuación se desarrollan algunas de éstas perspectivas.

Tabla 7.5. Taxonomía de las definiciones de especie con base en su perspectiva ontológica	
Realizada a partir de Pinna (1999), Hey (2001), Stamos (2003), Ereshefsky (2004), Wilkins (2009) y Richards (2010)	
1	Las especies como entidades no reales (nominalismo) W. Occam y J. Locke, G.L. Buffon, J.B. Lamarck y C.R. Darwin
2	Especies como entidades abstractas (esencialismo)
a)	Como clases estrictamente elementales (como elementos) Aristóteles, Platón, K. Linneo, Louis Agassiz, Richard Owen
b)	Como racimos (<i>cluster</i>) de clases con poco esencialismo M. Adanson, M. Beckner, A. Caplan, J. Mallet, M. Eigen quasiespecies)
c)	Como nichos ecológicos con poco esencialismo G.G. Simpson, L. Van Valen, E. Wiley, E. Mayr, A. Templeton
d)	Como producto de relaciones esenciales P. Griffiths, S. Okasha, J. LaPorte, M. Devitt, K. Sterelny
3	Especies como entidades físicas concretas
a)	Como individuos J. Huxley, E. Mayr, M. Ghiselin, D. Hull, E. Wilson, E. Sober, S.J. Gould y N. Eldredge
b)	Como conjuntos P. Kitcher
c)	Como clados W. Henning, M. Ridley y D.J. Kornet
d)	Como linajes J. Cracraft, R. Brandon, B. Wilson y K. de Queiroz.
e)	Como clases con Propiedades Homeostáticas en Racimo (HPC) R. Boyd, J. Griffiths, R. Wilson, R.G. Millikan
f)	Como producto de la Teoría de la Estructura de la Población M. Ereshefsky & M. Matthen
4	Las especies como relaciones D. Stamos
5	Pluralismo P. Kitcher, Mishler & Brandon, J. Dupré, M. Ereshefsky, Rosenbreg

7.4.1 *Especies como entidades no reales (nominalismo)*

Las especies no son reales, y se parte de una postura típicamente nominalista, donde no tienen una realidad objetiva fuera de la mente humana. Ni la categoría especie ni los taxones tienen algún referente en la realidad. Son, en última instancia, agrupaciones sin realidad objetiva que se han hecho con un propósito exclusivo de conveniencia lingüística.

Son grupos de organismos individuales que, por convención, se reúnen. Se considera la posición estándar, es decir, como cuando se presume inocencia: hasta que se demuestra lo contrario. Por tanto, se debe demostrar que los siguientes argumentos son erróneos, si no, la “inocencia” permanece (Stamos, 2003, p. 31):

1. Nadie ha visto una “especie”.
2. No hay consenso al respecto de la naturaleza de las especies. Hay teorías incompatibles entre sí que señalan lo que es una especie.
3. Se trata de la posición más parsimoniosa
4. Esta postura muestra argumentos sólidos y plausibles.

El problema con esta perspectiva es que entonces la evolución de las especies no existe y son sólo los organismos los que evolucionan (con todo y lo que implica, ver Capítulo 5). Esta visión de las especies en realidad tiene muy pocos adeptos en la actualidad, pero es parte de la enorme tradición de las discusiones metafísicas con respecto a las especies. Algunos autores que están a favor de esta idea son W. Occam y J. Locke, G.L. Buffon,²⁷ J.B. Lamarck y C. R. Darwin (Stamos, 2003, pp. 51-74; 2006, pp. 2-20).

7.4.2 *Especies como entidades abstractas (esencialismo)*

En este caso se trata de ver a las especies como clases; es decir, como un conjunto de visiones relacionadas, que comparten la idea común de que las especies

²⁷ La noción de especie en Buffon no es la misma a lo largo de toda su magna obra (Stamos, 2003). Muchos autores han planteado que su definición de especie se remonta hasta Buffon. Al principio asume que lo que existe en la realidad son los individuos y más adelante plantea una definición de especie con base en linajes. Asegura que la sucesión de individuos es la verdadera existencia de las especies. También es el primero en proponer el criterio de la reproducción para definirla, y por ello Mayr plantea que es el primero en sugerir la definición de especie biológica. Ghiselin (1974) planteaba que Buffon asumía a las especies como individuos tal y como él también lo hace. Finalmente hay algunos autores que aseguran que Buffon era nominalista, aunque no lo llevara a la práctica (Panchen, 1992, p. 130) .

biológicas son abstracciones de algún tipo que existen objetivamente en el mundo externo, involucrando cierto tipo de esencialismo. El problema con esta postura, según algunos autores, es que se importan los ríos de tinta vertidos a la discusión filosófica sobre el problema de las clases naturales (Stamos, 2003, Bird & Tobin, 2012).

7.4.2.1 Como clases estrictamente elementales

Esta es quizá la postura del esencialismo más recalcitrante. La especie es una categoría metafísica que se refiere a los absolutos abstractos. Aquí se ve a las especies de la misma forma que a las clases naturales en Química, y que a los elementos en la tabla periódica. Esta visión implica que los organismos no tienen ninguna restricción temporal para pertenecer al grupo, es decir, no importa si están relacionados por algún linaje o geográficamente, por ejemplo. La pertenencia al grupo está dada por las condiciones que permiten ser miembros de la clase. Por ello, la definición de cada especie no tiene restricciones de carácter espacio temporal y un individuo pertenece al grupo a partir de las características que le aseguran su pertenencia.

Este tipo de visión tiene profundas raíces en Platón y Aristóteles, por un lado, y en el *Génesis* por el otro, las cuales se “combinaron” para dar origen a la visión de Carl von Linné. En la actualidad, no hay biólogos que sustenten esta visión, pero es muy común entre algunos filósofos. Los arquetipos de Richard Owen son un buen ejemplo de esta postura antidarwinista.

Usualmente, se piensa que una gran cantidad de autores, desde Platón y Aristóteles hasta John Ray, Maupertuis, Bonnet o Agassiz planteaban el mismo tipo de esencialismo y eso no puede ser así. Un ejemplo de esto es que, si analizamos con suficiente detalle la obra de Linneo, al principio de su carrera aseguraba que no se podrían producir nuevas especies, pero, después de 1742, modifica su forma de ver las cosas, cuando descubre la hibridación entre especies de plantas (*Linaria* y *Peloria*). En 1758, aseguraba que dios había creado una pareja de cada género, pero las especies habían surgido como variaciones de cruas entre dichos organismos, lo cual estaría claramente en contra del esencialismo. Sin embargo, se coloca a estos

autores juntos con fines de claridad, porque de otra forma se tendría una lista interminable de definiciones de especie que, como vimos, cambian aun a lo largo de la vida del autor (Richards, 2010).

7.4.2.2 Como clase-racimo

En este caso la especie es una clase-racimo (*cluster class*) con características esenciales, pero dichas características esenciales no definen lo suficiente al grupo, por lo que la pertenencia no está determinada por las características necesarias de forma suficiente. Es decir, no hay una característica esencial que todos los miembros tengan que poseer para pertenecer al grupo; por el contrario, cada miembro necesita poseer sólo un mínimo de características esenciales tal y como lo estableciera Adanson (Wilkins J. S., 2010).

Morton Beckner lo desarrolla de manera formal por primera vez a partir de una formulación lógica que proviene de los trabajos de Wittgenstein (Stamos, 2003; Richards, 2010). Asegura que una clase se define a partir de un conjunto de propiedades que cada uno de los miembros de un grupo puede poseer, y que no existe un organismo que posea todos los atributos del grupo. De esta forma, el concepto de población se convierte en clase-racimo a partir de la cual se puede construir la especie, dado que no hay un organismo que sea el típico de la especie; por lo tanto, la especie se construye con una gran muestra de los individuos de diversas poblaciones.

Lo anterior puede plantearse con fenotipos o genotipos, con base en características morfológicas o moleculares. La especie se define como el grupo de organismos con el máximo número de caracteres compartidos. Algunos de sus representantes plantean que la evolución de sus grupos tendría que ser monofilética. En particular, Mallet indica que debe existir aislamiento reproductivo para generar las especies (Wilkins J. , 2009).

Los problemas que tiene esta postura es que no es consistente con las zonas de hibridización. Hay problemas también en especies con un dimorfismo sexual muy marcado, o con fases de desarrollo complejas.

7.4.2.3 Como nichos ecológicos

Para comenzar, se asume en general que los nichos ecológicos son entidades abstractas que existen de forma independiente de los organismos que los ocupan. Esto, por supuesto, es discutible, y al ser un término con un fuerte contenido teórico también genera complicaciones. Un ejemplo de esta postura es Leigh Van Valen, quien define a las especies de la forma siguiente:

Una especie es un linaje (o un conjunto muy emparentado de linajes) que ocupa una zona adaptativa mínimamente diferente de cualquier otro linaje en su alcance y que evoluciona separadamente de todos los linajes fuera de su intervalo (Van Valen, 1976, p. 233).

En este sentido, los nichos ecológicos o zonas adaptativas están impregnados de un fuerte esencialismo, aunque las posturas pueden variar. Los nichos ecológicos tienen miembros (no partes), ya se trate de linajes de organismos u organismos por sí mismos. La visión ecológica puede llegar a justificar que un sólo organismo ocupe el nicho, entonces se puede asumir que la extinción no necesariamente es para siempre.

Se trata de una visión muy heterogénea, ya que puede apoyarse en conceptos como lugar en la economía de la naturaleza, nicho ecológico, zona adaptativa, regímenes similarmente selectivos o, como en el caso de George Gaylord Simpson, a partir de su propuesta del rol evolutivo y sus tendencias. Aquí aplica el principio de exclusión competitiva en el que no puede haber dos grupos de organismos de diferente especie ocupando el mismo nicho, ya que tarde o temprano uno dominará al otro, obligándolo a ocupar otro nicho o logrando su extinción (Caponi, 2013; Wilkins, 2009).

7.4.2.4 Como productos de relaciones esenciales

Las especies sólo requieren de ciertas relaciones esenciales que den origen a la especie. Una de ellas podría ser la noción de ancestro común que puede ser necesaria y suficiente para considerar a una especie. Puede haber otras, como son intercrucía, genealogía y nicho. M. Devitt, por ejemplo, alude a propiedades intrínsecas, las cuales tendrían algún tipo de trasfondo genético, ya que para él “las explicaciones estructurales en Biología exigen que las clases tengan propiedades

esenciales intrínsecas” (Devitt, 2008; 2010, p. 657). K. Sterelny y P. Griffiths coinciden en este tipo de argumentos, asegurando que las propiedades esenciales básicamente son clases históricas o relacionales (Sterelny & Griffiths, 1999, p. 186).

7.4.3 *Especies como entidades físicas concretas*

En este caso no se trata a las especies como abstracciones o como entes no reales, por el contrario, se trata de individuos concretos, localizables, que forman un todo cohesionado.

7.4.3.1 Como individuos

Las especies son consideradas individuos naturales formados por partes que son organismos individuales (Ghiselin, 1974). Es decir, los organismos individuales son tan sólo partes de la especie. La especie se convierte así en una de las unidades de selección, es decir, es un individuo. Ghiselin intentó demostrar que las especies no pueden utilizarse como universales, sino como cosas particulares. En esto también coinciden autores como David Hull (1976) y los partidarios de la teoría del equilibrio puntuado, Stephen Jay Gould y Niles Eldredge. Es por ello que para Gould (2002) es muy importante caracterizar lo que es un individuo (ver Capítulo 5). La discusión en torno a la noción de individuo de Gould está atravesada por su teoría de cambio filogenético, particularmente con especies fósiles.

En realidad, hay tres posturas con respecto a pensar las especies como individuos. La primera, que es la que plantea Ghiselin (1974), por ejemplo, asume que las especies son particulares metafísicos; es decir, que no son ni universales ni clases particulares. La segunda sostiene que los individuos son objetos funcionales coherentes; y en la tercera los individuos son racimos con propiedades de una forma fenomenológica (Wilkins, 2010, p. 203).

El planteamiento de Ghiselin (1974) le abre la puerta a un nominalismo muy suave. Lo que existe en la naturaleza no son organismos individuales, sino especies que poseen cualidades y características únicas. Dichos organismos individuales son apenas las partes del individuo-especie. Este planteamiento intenta rescatar sobre

todo la gran cantidad de relaciones que existen entre los organismos de una población porque tienen un elevado nivel de cohesión (Richards, 2010).

Tal argumentación pone en escena la discusión de todo lo que se dijo en el Capítulo 5 con respecto al individuo y a la incapacidad para delimitarlo. Es difícil identificar a los organismos individuales en la Naturaleza, en particular, se hace metodológicamente complicado en el caso de los microorganismos. Otro problema es la existencia de los superorganismos como conjunto de organismos que integran un individuo. Las críticas que se hacen a esta postura es que las especies se convierten en individuos muy porosos o difusos (tal como ya se discutió), y Mayr rechaza tal visión, pues asegura que, según su raíz, individuo significa indivisible (Mayr, 1982).

7.4.3.2. Como conjuntos (universales numéricos)

A partir de un pluralismo de corte epistemológico, plantea que las especies se conciben como conjuntos o colecciones de organismos, y por ende las especies se construyen a partir de la pertenencia al conjunto. Los organismos están relacionados unos con otros por muchos tipos de relaciones, generando conjuntos heterogéneos que se establecen a partir de las prácticas de los biólogos.

Las diferentes áreas de la Biología tienen perspectivas distintas de la definición de especie debido a las diferentes metodologías que utilizan. Una forma de aproximarse es mediante las similitudes estructurales. La otra forma es utilizando sus relaciones filogenéticas. No se privilegia ninguna definición sobre otra. La definición de especie es un concepto teórico que depende de la teoría biológica que la utilice. Se rechaza la noción abstracta de clase (Kitcher, 1984 [1992]).

7.4.3.3 Como clados

Esta visión recoge de manera mucho más precisa la visión de especies como individuos en la cual una especie se concibe como una rama o clado del árbol filogenético que a su vez está delimitado por los puntos de bifurcación. Esto significa que cuando una especie da origen a otras la especie original se “extingue” dando como resultado dos nuevas especies. Esta postura se basa en evidencia

paleontológica. Quien propuso por primera vez este tipo de especies fue William Henning (Stamos, 2003; Wilkins, 2010).

Las críticas que se le hacen es que no incorpora el desarrollo de los organismos, no existe la anagénesis y tampoco la polifilia, como en el caso del origen de los eucariotas. Es un concepto vertical que no está exento de discusiones, ya que para algunos autores existe una diferencia fundamental entre la estructura del clado formando un conjunto de relaciones filogenéticas y la tocogenia del grupo, dado que en muchas ocasiones se hacen extrapolaciones que no necesariamente se cumplen (Brower, 2000).

7.4.3.4 Como linajes

Las especies están concebidas de manera que no solo sean consistentes con la filogenia, sino que tengan un sentido muy importante, e incluso sea útil para determinar las relaciones filogenéticas. Se exige que las poblaciones o metapoblaciones que integran una especie evolucionen de forma independiente al resto de las metapoblaciones. Puede que se haga énfasis en los caracteres diagnósticos o aquellos que hacen énfasis en la monofilia. Las críticas que se le hacen a esta perspectiva, son muy similares a las que se le hacen a la propuesta con base en los clados (de Queiroz, 2005).

7.4.3.5 Como clases con propiedades homeostáticas en racimo (HPC)

Se propone que las clases naturales son en realidad formadas a partir de un conjunto de caracteres estables porque le dan propiedades homeostáticas al grupo de organismos, y por tanto comparten similitudes estables que se podrían agrupar en racimos (HPC, por sus siglas en inglés: *homeostatic property cluster*). Por lo que no existen las características esenciales. Las características son las más probables con una cierta estabilidad a partir de mecanismos causales homeostáticos (Boyd, 1999). El problema son los polimorfismos en las especies ya sea el dimorfismo sexual o a lo largo del desarrollo. Además, los organismos están expuestos a diferentes mecanismos homeostáticos y se le da mayor énfasis a las similitudes que al origen

por linajes, es decir se trata básicamente de un planteamiento de origen horizontal (con respecto al tiempo).

7.4.3.6. Como producto de la Teoría de la Estructura de la Población

Se basa principalmente en la Teoría de la Estructura de la Población. Los polimorfismos tienen la misma importancia que las características similares y la evidencia genealógica juega un papel fundamental. Por ejemplo, el desarrollo de estructuras producto de la selección sexual. Asume también el origen genealógico de las especies. Se basa en todos los argumentos en torno a la estructura de las poblaciones. Recupera la noción general de los biólogos de las especies como conjuntos de poblaciones. En realidad, se trata de una visión que parte de la HPC, pero trata de establecer una visión histórica; es decir, es una visión de corte más vertical (Ereshefsky & Matthen, 2005).

7.4.4. *La especie como relaciones*

En este caso se trata de resaltar que las especies se forman a partir de las relaciones que tienen los organismos individuales entre sí, ya que según Stamos (2003) cuando los investigadores hablan de las especies, en realidad no se trata de referirse a entidades abstractas o concretas, sino a los organismos y a las relaciones que sostienen. En este caso las especies son conjuntos de organismos similares objetivamente y máximamente delimitados por relaciones causales con una enorme similitud fenotípica, de corte horizontal y sumamente dinámica. Las relaciones son ecológicas, ontogenéticas, sociales, de cruce, de transferencia genética, etcétera. (Stamos, 2003, p. 297). Por tanto, se trata de un tipo de realidad híbrido, entre lo concreto y lo abstracto, ya que las relaciones tienen un estatus diferente tanto de las clases de objetos físicos, como de aquellas que son abstracciones.

7.5. La especie como un problema sin solución

La caracterización de la especie biológica es un problema que no sólo pertenece a la Biología, independientemente de si se promueve la separación del hombre del resto

de la Naturaleza o si, por el contrario, se asume que los seres humanos son parte de ella. La definición de la categoría de especie y por ende la de lo que significa pertenecer a *Homo sapiens* es fundamental. Esto se refleja en la forma en la que nos relacionamos con el resto de la biodiversidad e incluso entre nosotros mismos.

Wilkins (2011) asegura, que antes del siglo XV la identificación de especies seguramente fue muy diferente, ya que respondía a planteamientos metafísicos o a ontologías distintas; pero desde entonces hemos estado identificando casi las mismas especies con todo y que no se tenía la enorme carga teórica de hoy. Esto es lo que hace que se continúe haciendo referencia a las clases de organismos. En cualquier tipo de habla, en todo momento utilizamos categorías. Un ejemplo lo plantea Jody Hey (2001, p. 68):

Suponga usted que cabalga a caballo. ¿Hay alguna manera con la que se pueda describir dicho evento, o incluso dar cuenta de ello, sin usar la categoría caballo o algún taxón mucho más inclusivo? Incluso una descripción un cuanto tortuosa de cómo se veía el caballo y que evitara el uso del vocablo caballo utilizaría la categoría animal. Por tanto, no podemos evitar nombrar las categorías de los organismos, y muchos de estos nombres se refieren a especies.

La posibilidad de percibir a las especies de forma natural no se ha esclarecido. Se dice que muchas culturas poseen la capacidad de identificar las mismas especies que la cultura occidental y, por ende, una tarea importante es discutir hasta qué punto las especies tienen un estatus ontológico (Stamos, 2003; Hey, 2001; Richards, 2010). Esto debería de ser aclarado porque genera a su vez una gran cantidad de complicaciones de muy diversa índole, ya que hay muchas especies que sólo pueden identificarse con metodologías bastante sofisticadas.

Hey argumenta que el problema de la especie está formado a su vez por varios problemas. En primer lugar, se pregunta si la biodiversidad en su conformación no tiene el aspecto de un fractal, lo cual entonces implica que difícilmente encontraremos una definición basal o, como él lo llama, punta de árbol terminal, porque siempre encontraremos patrones más pequeños dentro de los patrones, hasta el organismo individual (Hey, 2001, p. 86). También expone que existe un problema, el cual radica en que cuando se identifica un grupo y se le asigna nombre, se refiere a lo que el investigador ve en ese momento. Se trata de un

fenómeno más o menos instantáneo, porque en realidad el investigador sólo reseña lo que está viendo en un momento dado. Esto está desacoplado, al intentar por inducción, asumir que dicho taxón corresponde a un grupo evolutivo o linaje con una historia evolutiva determinada. Es decir, existe un desacoplamiento entre lo que el investigador percibe en forma horizontal (con respecto al tiempo) y el grupo evolutivo verticalmente. Lo cual se complica más si el grupo evolutivo ha cambiado a lo largo del tiempo en forma gradual o por anagénesis.

Stamos (2003) también argumenta que hay un profundo desacoplamiento entre las definiciones de especie verticales y horizontales. Si sólo nos referimos a los organismos, que, como dicen Clarke y Okasha (2011), coinciden con nuestra forma de percibir el mundo, como los mamíferos o las aves, entonces el problema de la definición de especie tiene cierta dimensión. Pero, en el caso de los microorganismos al parecer no hay solución posible. Por un lado, la filogenia molecular lleva a cabo su propio trabajo de identificación de organismos, pero lo mismo hace la Ecología microbiológica y en pocas ocasiones coinciden sus resultados. Con todo y que ambas comunidades de investigadores buscan establecer la alineación de secuencias genéticas, construcción de árboles filogenéticos y delimitación de especies. Pero en ambos casos la percepción da resultados distintos. Y esto ocurre con organismos procariotas tanto como eucariotas. Las metodologías juegan un rol fundamental para identificar las especies, lo cual se refleja de forma muy importante en cuestiones asociadas a la salud y a otras áreas de investigación (Matsen, 2015).

Podríamos entonces decir que mucha de la tinta que se ha vertido sobre la definición de la especie como categoría debería de incluir este tipo de discusiones, ya que como se ha argumentado antes, la mayor parte de las discusiones con respecto a las JB deja de lado a los microorganismos y los hongos y se centra en otros grupos de animales y de plantas.

La percepción de los investigadores que trabajan directamente con las especies como taxones juega un papel fundamental en la especie como categoría. Por ejemplo, si se cuenta el número de especies de los líquenes, pueden pasar de trece mil a treinta mil. Se han contado una o diez especies del género del pez *Metriaclima*, y en el caso de las aves mexicanas se ha pasado de 101 a más de 240

especies. Se considera que cuando se utiliza el concepto filogenético de especie, el número se incrementa en un 48.7 por ciento, aunque en algunos grupos es mucho más pronunciado, como en los anfibios, cuyo número se multiplicó casi diez veces, al pasar de quince a 140 especies; o el de los hongos donde el número crece hasta en 300 por ciento. Sin mencionar el enorme problema que implican estas disparidades en asuntos como la conservación, el estudio de la biodiversidad, etcétera (Hey, 2003; Richards, 2010).

Lo mismo sucede en géneros de líquenes como *Usnea*, en donde se piensa que sólo si se toman en cuenta una gran cantidad de criterios, es posible que se descubra que la sinonimia de especies alcanza hasta 50 por ciento, aunque la mayor cantidad de científicos no lo haga así (Clerc, 1998).

Entonces, la mayoría de sistemáticos modernos de los líquenes, usan una aproximación pragmática basada principalmente en criterios morfológicos o cualquier otro patrón de discontinuidad y asumiendo que dichos patrones reflejan la integridad genética subyacente de la especie (Clerc, 1998, p. 322).

Richards (2010, p. 13) propone que una opción sería asumir la división del trabajo conceptual. “Diferentes conceptos de especie funcionan de diferentes formas y deberían de ser juzgados en diferentes terrenos con diferentes criterios”. Y es que algunos conceptos poseen más carga teórica que otros; algunos funcionan muy bien con ciertos grupos taxonómicos o en ciertos órdenes de magnitud. Se había pensado que la caracterización de los organismos en especies podría haber generado un lenguaje común con el que los científicos pudieran compartir sus resultados. Hoy vemos que dicho planteamiento tiene muchos problemas, y la clave del problema reside en preguntar si un biólogo molecular, un ecólogo o un médico están hablando de lo mismo cuando mencionan el nombre de *Eischerichia coli*, por ejemplo.

Mientras utilicemos el concepto de especie, difícilmente encontraremos alguna solución a la enorme biodiversidad, porque la Naturaleza al parecer, no acepta estancos ni cajones. Todo indica que es más rica y compleja de lo que suponemos. La anagénesis se convierte en un enorme reto y no tendríamos porqué darle la espalda, sino por el contrario, deberíamos incluirla en la forma en que definimos a los organismos. Igualmente deberíamos incluir en estas discusiones a los microorganismos y darles el preponderante papel que juegan en los ecosistemas, e

incluir las formas en que se organizan, como las biopelículas. Porque es sorprendente que en todas estas discusiones no hay referencia al gran problema planteado por las especies de bacterias y virus. Y es sorprendente porque 90 por ciento de la biomasa marina está formada por bacterias, y se piensa que la biomasa bacteriana total equivale a la biomasa de todas las plantas terrestres y acuáticas, incluyendo algas pluricelulares; y, por ende, es el depósito de biodiversidad por ser explorado, más grande que existe. Al momento se conocen unas diez mil 600 especies de bacterias, y hay autores que piensan que son varios millones (O'Malley, 2014).

Las definiciones de especies de bacterias se forman a partir de aproximación polifásica, que se basa en un conjunto de herramientas moleculares, como son hibridación de DNA-DNA, variación de contenido de G+C en el DNA, comparación de secuencias de marcadores específicos, como el del rRNA 16S, identificación de algunos metabolitos, como ácidos grasos, lípidos polares, composición de la pared celular y exopolisacáridos, caracterización morfológica, bioquímica y enzimática. A veces hay contradicciones entre las observaciones de una herramienta y otra, y no siempre se tiene éxito, ya que existen errores de interpretación, enmascaramiento de procesos, problemas metodológicos, etcétera. Por ello se han tratado de implementar técnicas que faciliten la labor. Una de ellas es la identidad con base en el porcentaje de los nucleótidos del genoma completo (gANI) planteado por Varghese et al (2015).

La definición de especie más aceptada en Microbiología se basa en la hibridación de DNA-DNA hasta de setenta por ciento para los miembros de la misma especie. Lo anterior puede estar o no apoyado en la morfología u otras técnicas. Esta definición la confirmó el Comité Internacional de la definición de las especies bacterianas en 2002 (Caumette, Brochier-Armanet, & Normand, 2011). Además, existe el problema de la anomalía del recuento en placa que nos indica que sólo uno por ciento de las bacterias que se conocen pueden ser cultivadas (Staley, 2006).

Las bacterias tienen una enorme capacidad para incorporar DNA del medio ambiente, por lo que se plantea que esto las hace muy diferentes de los organismos eucariotas. Por ejemplo, se tienen veinte secuencias diferentes de la misma bacteria (*Escherichia coli*) que de otra forma se clasificarían como distintas especies

(Konstantinidis, Ramete, & Tiedje, 2006). Esto conlleva complicaciones para identificar a estas especies. Por tanto, es casi imposible darles valor ontológico a las especies bacterianas, dado que están constantemente en revisión a partir de los nuevos descubrimientos, tanto en el área de la Microbiología, como en el área que involucra el desarrollo de nuevas tecnologías que hacen esto posible.

El caso de los virus (Figura 7.2), es peor aún con todo y que quizá sean las entidades más abundantes y más diversas en la naturaleza, incluso se podría especular que es la forma de vida dominante en el planeta. Se cree que la biomasa de la virosfera es equivalente a la de la biósfera (claro, sin virus), y que hay aproximadamente 1×10^{31} de ellos, la mayoría infectando a las bacterias. Por ejemplo, en el agua marina, en las cercanías de un coral, se han medido hasta diez millones de unidades víricas por milímetro cúbico de agua. Si se piensa que hay aproximadamente 1×10^{30} microorganismos, entonces debe de haber diez virus por cada uno de ellos. Esto a su vez implica que cada segundo se producen 1.7×10^{25} virus, lo cual implica que en el mismo tiempo se sintetizan 1×10^{30} pares de bases (Rohwer & Barott, 2013).

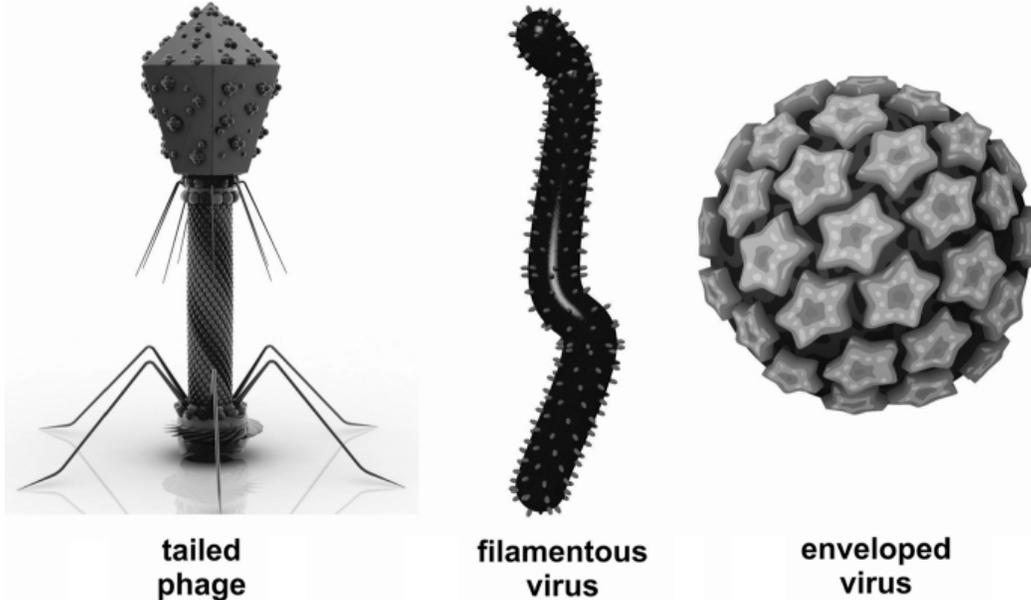


Figura 7.2. Ejemplos de los principales tipos de virus: fago que infecta a las bacterias (bacteriófago), virus filamentosos y virus con envoltura (o membrana) que básicamente infecta células animales y vegetales (tomado de Rohwer & Barott, 2013).

Los nombres de las especies de los virus se construyen la mayor parte de las veces con base en el organismo que infectan (por ejemplo: *Petunia asteroid mosaic*

virus; Giardia lamblia virus; Salmonella SopEphi), por lo que no siguen la nomenclatura binomial²⁸ y se definen con base en “el tipo de ácido nucleico que tengan, el hospedero y la célula que parasiten, tropismo hacia algún tejido o célula, patogenicidad, especificidad del vector, antigenicidad y grado de relación genómica con genomas o con genes” (ICTV, 2013).

Las especies bacterianas y virales se establecen con una serie de criterios que implican técnicas moleculares avanzadas. Esto tiene varias implicaciones. La primera es que al parecer quedan fuera de las discusiones tradicionales de qué es una especie. En segundo lugar, es muy difícil establecer con claridad y precisión las fronteras de las diferentes especies en estos grupos. En tercer lugar, apenas se ha comenzado a estudiar la enorme diversidad de ambos grupos, por lo que aún falta mucho por investigar al respecto. Sería un enorme error intentar asumir que estas especies tienen una existencia de corte ontológico, cuando claramente su existencia es de origen metodológico basada en una serie de consensos con el fin de que los bacteriólogos y los virólogos se puedan comunicar (Van Regenmortel, 2003). Además de que falta discutir si se considera que los virus están vivos o no y si merecen un lugar en el árbol de la vida; además, claro, de sistemas como los priones, plásmidos, las mitocondrias y cloroplastos, etcétera (Dupré & O'Malley, 2009).

Después de todo lo anterior, se complica enormemente el poder generar una definición de especie. No es posible, y en realidad depende del investigador cuál es la definición que utilizará. Es casi un hecho asegurar que es prácticamente imposible separar los organismos de sus relaciones simbióticas y a partir de ello suponer que evolucionan unas especies de forma independiente de las demás. Al contrario, las especies co-evolucionan y esto debería de tomarse en cuenta.

Las JB parten de asumir que la especie es una categoría completamente estable, cuando vemos que no es así. Pareciera que se trata de un peldaño que se mueve en diferentes direcciones y depende de muchos criterios para poderse definir. Finalmente, no hay que olvidar que la percepción que tengamos de nosotros mismos

²⁸ Están considerados una excepción a la nomenclatura binomial (ICTV, 2013).

y la forma en que nos relacionemos con la biodiversidad del planeta, depende en gran medida de cómo definamos a la especie biológica.

Capítulo 8. Conclusiones: Rampas y distribuidores viales

*La historia de la evolución es que la vida escapa a todas las barreras.
La vida evade encierros. La vida se expande a nuevos territorios.
De manera dolorosa, quizás hasta peligrosa, pero la vida encuentra el modo.²⁹*

8.1 Problemas en la jerarquía de niveles: organismo-individuo, población y especie.

Las jerarquías biológicas (JB) se utilizan en muchas áreas de la Biología y de las Ciencias Médicas como un elemento fundamental en la integración del conocimiento, para el planteamiento de dominios complejos y en la docencia de la Biología. Integradas por una serie de peldaños o niveles que van desde el nivel sub-atómico, hasta la biósfera, se utilizan constantemente como una representación en la que es posible ubicar qué tipo de fenómenos ocurren a qué nivel y con qué tipo de estructuras.

Sin embargo, las JB exigen un compromiso ontológico enorme, ya que en primer lugar se considera que la totalidad del fenómeno de lo vivo es capturada por las JB. En segundo lugar, no hay en realidad consenso al respecto de los peldaños que integran a las JB y cada autor tiene la suya propia. Hay fuertes coincidencias y algunos de los niveles que son comunes a ellas son los de célula, organismo-individual, población, ecosistema, especie, biósfera, etc. En tercer lugar, los peldaños que integran a las JB no son lo suficientemente sólidos, parecen elementos difusos, antes que escalones.

Por tanto, debería de cuestionarse si legítimamente juegan un papel tan preponderante en las teorías biológicas y hasta qué punto se podrían aplicar de manera general a los seres vivos. Tal vez se debería indicar que sólo es posible utilizarlas para un mínimo número de casos. Los peldaños aquí discutidos se han planteado como elementos fundamentales e integradores del conocimiento, pero al no ser sólidos, es posible observar que los investigadores formulan compromisos metafísicos de muy diferentes grados.

Por una parte, las nociones de organismo individual, población y especie poseen significados muy diversos; por otra, hay muchos seres vivos que no se

²⁹ Crichton, Michael. *Jurassic Park*. Knopf. New York. (1990), pág. 165.

subsumen bajo estos conceptos. Hay muchos seres vivos que no son recuperados por unas categorías, que no tienen suficiente firmeza. Por ejemplo, la noción de individuo es altamente problemática, ya que hay muchos individuos que no pueden ser considerados como tales.

Los organismos que se reproducen por clonación (como las bacterias, muchos protistas y hongos, y algunos animales y plantas), organismos con altos niveles de cambio al interior del organismo, resultado de mutaciones somáticas y de selección (como las plantas con largos períodos de vida), y los organismos altamente sociales (como las avispas y los insectos) son contraejemplos a los criterios de unicidad genética, homogeneidad genética, y autonomía fisiológica, respectivamente, [consideradas] como las características necesarias que definen a la individualidad. Estas entidades parecen ser individuos, pero, fallan al satisfacer alguno de los criterios (Michod, 2011, 183 p).

En esta cita Michod reconoce la falta de posibilidad de establecer criterios universales de individualidad para una enorme cantidad de organismos. Parecería que dichos criterios sólo podrían satisfacer a algunos animales (mamíferos) y a algunas plantas, sobre todo a las que se les pudieran agregar dichos criterios; claramente, la individualidad no podría existir en la naturaleza. No hay validez ontológica para asegurar que el organismo individual existe. Pero, si la individualidad no existe, también flaquea profundamente la noción de población y, por ende, la de especie, ya que las principales definiciones de estas jerarquías se constituyen con la definición de organismo individual. Tampoco podrían tener una existencia de corte ontológico. Las tres categorías parecen convenciones que los seres humanos usamos para explicar el mundo, pero que ahora carecen de validez general, y sólo podrían tener significado dentro de las teorías que las utilizan.

8.2 El papel de estas categorías en las teorías biológicas

Investigadores como Worrall, Sullivan, Harrington, & Steimel (2004) y Baumgartner, Coetzee, & Hoffmeister (2011) se preguntan por la importancia de delimitar estos hongos enormes que son los especímenes de *Armillaria solidipes*. Para ellos se trata de algo fundamental, porque del tipo de respuestas que den depende la forma en que se actuará para restaurar los bosques. No dudan en asumir que el organismo individual es el genete, y así lo caracterizan. Se trata de un individuo enorme, pero

que sólo se puede detectar a través de estudios genéticos (usando marcadores microsatélites de DNA). Es decir, sólo a través de estudios genéticos complejos es posible ubicar o definir un organismo individual, por lo que en este caso la noción de individuo es más epistemológica y metodológica, que ontológica.

La noción de individuo, entonces, aparece fundada por una serie de técnicas de laboratorio, y lo mismo sucede en el caso del organismo marino, *Physalia physalis*. Sólo el especialista posee la capacidad para identificar cada uno de los individuos que integran al organismo completo. Lo mismo ocurre en la transición evolutiva planteada por Herron (2016) en las algas verdes que va de *Chlamydomonas* a *Volvox* (Capítulo 1). En todos estos casos se requiere de teorías complejas que puedan dar cuenta de lo que es un individuo.

En el caso de los superorganismos es muy interesante leer a especialistas como Tautz (2008), que hacen énfasis en que el panal se comporta como un organismo completo. Para ellos el organismo individual se integra a partir del conjunto de organismos y de las estructuras físicas que genera el nido. Lo mismo se podría decir de termitas y hormigas. El hormiguero, y en particular el termitero, son el organismo individual. En este último caso, el organismo es muy complejo por el enorme microbioma que desempeña un papel fundamental en el intestino de las termitas, en el termitero y en el hongo *Termitomyces*. En todos estos casos es claro que el metabolismo puede medirse como si se tratara de un organismo individual, y los resultados apuntan hacia ese punto: se trata de organismos individuales (Hou, Kaspari, Vander Zanden, & Gillooly, 2009). Y es que los superorganismos responden de mejor manera a los factores estrasantes entre mejor esté integrada la colonia (Straub et al., 2015).

La integración de las respuestas en estos organismos es tan coordinada a través de retroalimentación positiva y amplificación de fluctuaciones, que a veces pareciera que se trata de moléculas pasando de un estado termodinámico a otro (Detrain & Deneubourg, 2006), por lo que la caracterización de las colonias de hormigas, termitas y abejas, incluyendo sus nidos, como organismos individuales, facilita incluso la perspectiva de que se trata de individuos formados por animales pluricelulares (Haber, 2013). En la actualidad la noción de organismo individual se ha

complejizado a tal punto que para algunos es posible sugerir que los organismos son ecosistemas, o que los ecosistemas son como los organismos:

Es posible postular que ambos objetos, los organismos y los ecosistemas, se podrían beneficiar de un abordaje común, en otras palabras, el considerar hasta cierto punto que los ecosistemas se comportan o funcionan como algún tipo de organismos; o inversamente, que los organismos pueden ser comprendidos como clases de ecosistemas en una escala de tiempo corta. Esta visión ecosistémica ha sido propuesta por filósofos que subrayan la diversidad genética dentro de los organismos (incluyendo muchas variedades de simbioses, como el microbioma completo, etc.) quienes nos obligan a ver a los individuos como asociaciones de multispecies. La percepción de que los organismos parecen ecosistemas podría beneficiar a la teoría ecológica también. En particular, nuestra comprensión de la cohesión organísmica, la división del trabajo, o la funcionalidad en general, así como la dinámica de selección que ocurre a diferentes niveles (genes, células, tejidos), podría ayudarnos a explicar la emergencia y estabilidad de las comunidades ecológicas a lo largo de las escalas temporales evolutivas (van Baalen & Huneman, 2014).

Este tipo de ideas nos muestran que un elemento importante a considerar es el tipo de relaciones que surgen entre los elementos de un sistema, por ejemplo, entre las células de un organismo, entre los integrantes de una colonia, entre todos los organismos que forman un ecosistema.

Para Huneman (2014a y b) la individualidad se podría definir con base en la forma en que interactúan las partes de un sistema. Entre mayor es la interacción de las partes y menor la interacción con el entorno, es más fácil indicar que se trata de un individuo. Esta comparación lo lleva a sugerir que hay propiedades que pueden ser tomadas en cuenta en los individuos de la misma forma que en los ecosistemas, y viceversa, sobre todo si se parte de una aproximación a un individualismo débil.

Si los ecosistemas y los individuos comparten propiedades, entonces, las fronteras de los individuos no son fáciles de establecer (sobre todo si se trata de organismos que no son metazoarios), por lo que no hay posibilidad de establecer un compromiso ontológico con el individuo. Así, el individuo se hace borroso, sin fronteras definidas, y sólo a través de los patrones de interacciones será posible definir si algo es un individuo (Huneman, 2014b, p. 380). Estos criterios podrían utilizarse para definir lo que es un organismo individual, particularmente en contextos como los de las relaciones simbióticas estrechas, como las que establecen las bacterias *Carsonella* o *Buchenera* con áfidos, las micorrizas, las biopelículas,

etcétera. Es posible entonces que encontremos que algunos ecosistemas funcionen más como un organismo que, las entidades que lo integran en sí³⁰, si es que el tipo de relaciones que presentan son mucho más estrechas. Además, de esta forma es posible utilizar los desarrollos teóricos de la Ecología para analizar los vínculos o los patrones relacionales entre las unidades que integran a un organismo.

Si la definición de organismo individual es difusa o borrosa, no hay forma de construir una población o una especie. Usualmente, la población se define como el conjunto de organismos individuales con alguna propiedad: que se encuentran en un área geográfica, que comparten cierta homogeneidad genética, etcétera. Lo importante en este caso, es que si no hay forma de identificar cuál es el organismo individual, no hay forma de caracterizar a la población. Ejemplo de esta problemática son las biopelículas. Muchas biopelículas están formadas por entidades de diferentes especies (ver Figuras 4.2 y 4.4). Por tanto, hay una gran cantidad de “organismos” para los que muchos de los desarrollos teóricos en Ecología no podrían ser aplicados, porque no hay forma de establecer qué es una población. Pero, por otro lado, la categoría de población también tiene grandes problemas tal y como se discutió en el Capítulo 6. La estructura de la población puede variar dependiendo de la metodología que se utilice y de la intensidad que se tenga. La decisión es de corte epistemológico y metodológico, si se prefiere una aproximación con base en metapoblaciones, fuera del equilibrio, de parches o con una isla principal. No hay forma de asegurar que la población posee atributos de corte ontológico fuera de las consideraciones epistemológicas.

Pareciera entonces que las poblaciones son arreglos que funcionan bien para metazoarios, algunos grupos de plantas y bacterias, pero nada más. Por tanto, se requiere especificar de manera precisa cómo se construye el concepto de población; es decir, cuál es la teoría que le da sustento y qué tipo de organismo es el que está en juego.

Finalmente, el concepto de especie, tal como lo asegura de Queiroz (2005, p. 6602) es una categoría fundamental de la organización biológica, casi tan importante

³⁰ Utilizo entidades o cosas como un término no técnico para referirme a algo que es difícil nombrar, pero que es fácil denotar o indicar. En este caso me refiero a la visión tradicional en la que los ecosistemas están integrados por organismos.

como lo es la célula o el individuo, ya que al igual que las células se dividen para producir más células, los organismos se reproducen para generar más organismos, las especies evolucionan para generar más especies. Sin embargo, no hay forma de asegurar que la especie como categoría tenga un sustento sólido.

Hay investigadores que asumen que las especies no existen y sólo son abstracciones de los científicos, mientras que para otros tienen una existencia real en la naturaleza, de tal magnitud que podrían ubicarse como individuos, en donde los individuos son tan sólo partes de ellas. Pero también asumen que todas las especies biológicas son equivalentes entre sí y que, por tanto, tienen el mismo estatus biológico y ontológico, lo cual es poco probable. Se puede argumentar que las especies de los vertebrados no tienen el mismo estatus que las especies de hongos o de bacterias y eso genera problemas muy profundos en la noción de especie como categoría.

Esta enorme diversidad de planteamientos hace casi imposible pensar en la especie asociada a algún tipo de compromiso ontológico. Cada investigador posee su propia caracterización de lo que es una especie, la cual depende del corpus teórico en el que él esté trabajando.

Al parecer, no existe consenso al respecto de la forma en la que utilizamos estas categorías. Los problemas son en diferentes niveles. En primer lugar, la noción de especie ha generado ríos de tinta por parte de filósofos y biólogos, mientras que el concepto de población no. En este sentido, la aproximación a estos conceptos debería darse de manera integrada y no como si se tratara de categorías independientes. Es decir, se deben de caracterizar las tres categorías de forma simultánea, ya que unas dependen de otras. También deberían tomarse en cuenta a la mayor cantidad de seres vivos, no sólo a los metazoarios.

En segundo lugar, estas tres categorías están fuertemente vinculadas a otros problemas dentro y fuera de la Biología que tampoco se han resuelto. Por ejemplo, fuera de la Biología están el problema del realismo, de la mereología (es decir de cómo se establece la relación entre el todo y sus partes) o de la forma en la que se construyen las clases o categorías. Para cada uno de estos problemas filosóficos hay posturas muchas de las veces irreconciliables

Dentro de las teorías biológicas tampoco se ha resuelto cuáles son las unidades de selección, o cuál es la forma en la que actúa la selección natural en organismos que podríamos llamar de multiniveles, como es el holobionte. Se requiere comenzar a comprender cómo pueden evolucionar organismos formados por diversos linajes. En este sentido, los cladogramas deberían de aceptar anastomosis de sus ramas, tal y como ocurrió para el origen de la célula eucariota. Y como muy probablemente sucederá con las bacterias *Carsonella* o *Buchnera*.

Tal vez sea momento de replantear el gran “árbol de la vida” más bien como un sistema en red. Estamos acostumbrados a pensar que las especies evolucionan unas independientemente de otras, y la evidencia apunta en otro sentido. Las relaciones simbióticas, de parasitismo, depredador-presa, etcétera, nos indican que las estructuras adaptativas surgen como parte de las relaciones entre especies y que las relaciones entre los organismos de diferentes especies, en muchas ocasiones se hacen tan estrechas que terminan formando un nuevo organismo. La formación de la mitocondria, el cloroplasto, el núcleo, el citoplasma, los undulipodios, los líquenes, los casos de *Carsonella* y *Buchnera*, *Pelomyxa palustris*, *Mixotricha paradoxa*, los biofilms e incluso el microbioma humano dan cuenta de ello. Muchas relaciones simbióticas cada vez se hacen más estrechas hasta el punto de que los organismos que las integran son simbioses estrictos. La sintrofia es un fenómeno habitual en la naturaleza, por lo que la anastomosis de las ramas taxonómicas también es cada vez más común. Y por ello la noción de ancestro común implícito en las JB deberá de replantearse para dar cabida a este enorme número de fenómenos.

Tampoco hay integración en las discusiones teóricas de todos los organismos, ya que la mayor parte de las veces dicho trabajo se hace sólo con ejemplos de metazoarios o con plantas superiores. Pareciera que el objetivo es explicar lo más simple para pasar a lo complejo, cuando quizá debería de ser al revés. No se incluyen a los microorganismos ni las asociaciones que forman, por lo que el alcance de dichas discusiones es bastante limitado. Se asume que los microorganismos, las biopelículas e incluso las relaciones simbióticas son cuestiones casi de carácter anecdótico, cuando en realidad la mayor parte de la biomasa de la biósfera está involucrada en este tipo de fenómenos.

Finalmente, estas discusiones parten de la posibilidad de contestar la gran pregunta de las ciencias biológicas: no se ha caracterizado qué es la vida, y mientras esa respuesta no sea conocida, será muy difícil poder decidir si le asigna un nombre químico o un nombre de especie a la enorme diversidad de los seres que participan de la red de la vida pero que no tienen metabolismo, como los virus, los viroides, los priones, los transposones, etcétera, que tradicionalmente no están incluidos en las JB.

8.3 La jerarquía de la vida como un continuo

De acuerdo con lo planteado hasta ahora, las categorías de organismo-individuo, población y especie no corresponden a clases de cosas en el mundo de los seres vivos. Por una parte, su significado es relativo a contextos teóricos determinados, sin que exista garantía de traducibilidad sin pérdida de referencia; y, por otra parte, no logran establecer una adecuada taxonomía de los seres vivos.

Cuando los biólogos hablan de organismo-individual, por ejemplo, siempre se ha pensado que son equivalentes los planteamientos independientemente de la teoría o de la metodología. Hoy sabemos que no es así. Las teorías nos indican dónde y cómo aproximarnos a dichos seres vivos. Son las que construyen la ontología que nos permite distinguirlos.

Como apunta Hey (2001) cuando indica que si una persona monta un caballo debe utilizar cierto tipo de categorías (Capítulo 7), esto ocurre siempre: cada vez que alguien se aproxima a un organismo o a la biodiversidad lo hace desde una perspectiva teórica³¹. Se podría efectivamente montar un caballo, o se podría partir del inmenso microbioma del caballo con toda su enorme complejidad, de las biopelículas que se forman en su piel, en sus dientes, o en sus intestinos. Y por supuesto también en el microbioma del jinete. Entonces vemos que un holobionte está encima de otro. Seguramente, a través de los fluidos de ambas entidades los microbiomas entran en contacto e interaccionan. Es seguro que el microbioma de una persona que tiene contacto con los caballos desde que es muy pequeña, será

³¹ Donna Haraway también lo recrea cuando se refiere a los intercambios genéticos, de microbioma, etc que ocurren cuando ella acaricia a su perro (Haraway, 2008).

diferente de aquella que tiene contacto con otro tipo de organismos. Lo mismo sucede entre los caballos criados por humanos y los que no lo fueron. Por tanto, la individualidad de cada uno, del caballo y del jinete, se desdibuja y depende de los otros organismos con los que entran en contacto, a partir de lo que comen, de dónde viven y de cuál es su contexto. Cada holobionte está formado por el linaje del hospedero, pero, también por las innumerables transformaciones e intercambios genéticos que suceden en los linajes de los microorganismos y que incluso hoy no hemos terminado de comprender. Por tanto, lo que encontramos a nuestro alrededor son conjuntos de holobiontes, muchos de ellos incluso viviendo en forma anidada, unos dentro de otros, como en el caso de los termiteros, las termitas, *Mixotricha*, espiroquetas y metanobacterias.

Quizá ya es tiempo de asumir que la unidad de selección es el holobionte y es probable que tuviera que cumplir con los cuatro postulados “darwinianos” que plantea el equipo de Singh (2013), para que pueda actuar la selección natural:

- 1) Cada holobionte difiere de otros holobiontes en términos de diversidad y abundancia de simbioses asociados al hospedero.
- 2) La diversidad y la abundancia están directamente relacionadas a la variación potencial en el hologenoma y la transmisión de las variaciones del hologenoma puede ocurrir con fidelidad.
- 3) Los simbioses microbianos afectan la adecuación del holobionte, que depende de la diversidad y abundancia relativa de los simbioses. Esta adecuación puede afectar la supervivencia y reproducción del holobionte.
- 4) Los holobiontes con una alta adecuación es más probable que sobrevivan para la reproducción (Singh et al., 2013, p. 7).

A esto hay que agregar la gran cantidad de otro tipo de agentes que interactúan con estos dos microbiomas, por ejemplo, los virus. Si como argumentan Rohwer & Barott (2013), los virus son la forma dominante en el planeta, tampoco se puede desdeñar su papel y sus inmensas interacciones con el microbioma, y claro, con el ser humano y el caballo. Por tanto, lo que es posible percibir cuando una persona monta un caballo, es que la cantidad de interacciones son muchas y muy complejas, y a todo esto le da una singularidad muy especial. La percepción de un jinete montando un caballo se ha transformado como producto del conjunto de teorías que utilizamos para poderla describir. Se convierte por tanto en un fenómeno complejo, en el que las categorías se desvanecen. No hay posibilidad de establecer cuál es el organismo

individual. Ya incluso en algún momento de la historia, la visión de un jinete era visto por algunos como un solo organismo y ahora es posible observar que las categorías se multiplican. Y en este sentido, ¿cuál es la unidad de variación? ¿Cuál es la unidad de selección? ¿Cómo se podría construir una población de organismos en este sentido?

Las JB no reflejan el fenómeno de la vida. En general no importa si los niveles se multiplican, cuando vemos que los mismos niveles no tienen la suficiente solidez. Es quizá tiempo de cambiar la representación del fenómeno de la vida por otros esquemas. Tal vez redes, rampas, caminos paralelos, conjuntos difusos podrían representar de mejor manera la forma en la que se organiza la materia viva.

Hoy se pueden medir ángulos de la misma forma en la que lo hacía Euclides y es posible ver los mismos “animalículos” que Anton Van Leeuwenhoek. Independientemente de que tanto los seres que observó Leeuwenhoek como los ángulos de Euclides dejaron de ser importantes en las discusiones científicas en algún momento de la historia, aún hoy, siguiendo sus instrucciones es posible hacer las mismas observaciones.

De la misma forma, acaso no sea posible hablar de JB, pero siempre se puede hablar de lo que se captura con determinadas técnicas de identificación de entidades y determinación de funciones, con base en teorías. Los resultados obtenidos mediante el empleo de aparatos y operaciones pueden servir a falta de mejores criterios. Los resultados de las técnicas de medición son más robustos que los conceptos teóricos. Estos resultados han permitido, hasta cierto punto, llevar a cabo manipulaciones de todo tipo con los seres vivos y en algunos casos se podría decir que ha habido un cierto éxito. Pero lo sorprendente es que el mundo empírico se ha impuesto a las aproximaciones teóricas, sólo porque uno es un poco más robusto que el otro³².

Es claro que hay organismos que no es posible integrar en la jerarquía de niveles, lo cual está dado por la incapacidad de establecer fronteras concretas para ellos, y obliga a formular la pregunta de si la vida en realidad está organizada en

³² El mundo empírico claramente es definido por las teorías que disponemos. Pero, en Biología, las caracterizaciones empíricas son muchas veces más robustas que las teorías biológicas porque las teorías que sustentan dichas caracterizaciones no siempre dependen del conocimiento biológico.

estancos discretos. Si es así, se tendrían que caracterizar de mejor manera. Si no, se estaría por descubrir que no importan las fronteras, y que siempre que se quisieran formularlas, la vida las desdibuja o borronea. Sería válido entonces preguntarse si la vida es un continuo.

La Biología se forma a partir de conceptos que evolucionan constantemente. La palabra gen, por ejemplo, ha cambiado mucho desde que Wilhelm Johannsen la acuñó como un concepto en cierto modo para referirse a algo que aunque no tenía correlato en la realidad les permitía salvar el día. Hoy se sabe que al menos conceptos como organismo-individual, población y especie juegan al parecer el mismo papel. Se han modificado a lo largo del tiempo y tienen muchos significados en muchas áreas distintas de las Ciencias Biológicas.

Las JB han funcionado como representaciones de manera más o menos exitosa, pero ya no se pueden seguir utilizando. No reflejan ni lo que se sabe hoy de la vida, ni recuperan la forma en la que es posible estudiar al holobionte. Es probable que en vez de funcionar como un esquema pedagógico que permita a los estudiantes ubicar los fenómenos biológicos, los confunda más. Tampoco podrá seguir siendo una representación que les permita a los científicos poder integrar lo que plantean. Al parecer, no hay categorías firmes en las JB. Pero esto hace que nos preguntemos sobre cuál es la unidad fundamental de la vida. Si asumimos que los fenómenos como la simbiosis y la formación de biopelículas son de los más comunes, entonces es momento de asumir que el holobionte es la categoría a partir de la cual deberíamos construir una nueva forma de estudiar la vida.

Bibliografía

- Ackerman, J. (Agosto de 2012). El ecosistema microbiano. *Investigación y ciencia* , 16-23.
- Aguilera Gómez, L., Olalde Portugal, V., Arriaga, R., Contreras Alonso, R. (2007). Micorrizas arbusculares. *Ciencia Ergo Sum* , 14 (3), 300-3006.
- Akçakaya, R., Mills, G., & Doncaster, P. (2007). The role of metapopulations in conservation. In D. Macdonald, & K. Service, *Key Topics in Conservation Biology* (pp. 64-84). Blackwell Pub.
- Annunziato, A. (2008). DNA Packaging: Nucleosomes and Chromatin. *Nature Education* , 1 (1), 26.
- Audesirk, T., & Audesirk, G. (1997). *Biología. La vida en la Tierra* (4a ed ed.). Naucalpan de Juárez: Prentice-Hall.
- Aycrigg, J., & Garton, E. (2014). Linking metapopulation structure to elk population management in Idaho: a genetic approach. *Journal of Mammalogy* , 95 (3), 597-614.
- Bacarlett Pérez, M., & Fuentes Rionda, R. (2007). Descartes desde Canguilhem: el mecanicismo y el concepto de reflejo. *Ciencia Ergo Sum* , 14 (2), 161-171.
- Baguette, M., & Stevens, V. (2003). Local populations and metapopulations are both natural and operational categories. *Oikos* , 101 (3), 661-663.
- Baumgartner, K., Coetzee, M., & Hoffmeister, D. (2011). *Secrets of the subterranean pathosystem of Armillaria*. Recuperado el 20 de 05 de 2014, de Molecular Plant Pathology - Pathogen Profiles - Fungi: [http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/\(ISSN\)1364-3703/homepage/pathogen_profiles_-_fungi.htm](http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/(ISSN)1364-3703/homepage/pathogen_profiles_-_fungi.htm)
- Begon, M., Mortimer, M., & Thompson, D. (1996). *Population Ecology* (3rd ed.). Padstow, Cornwall: Blackwell.
- Behie, S., Xelisko, P., & Bidochka, M. (2012). Translocate nitrogen directly from insects to plants. *Science* , 336 (6088), 1576-1577.
- Benson, K. (1989). Biology's "Phoenix": historical perspectives on the importance of the organism. *American Zoologist* , 29 (3), 1067-1074.
- Berdieva, M., Chistyakova, L., Miteva, O., Frolov, A., & Goodkov, A. (2015). A light and electron microscopic study of *Pelomyxa secunda* (Gruber, 1884) Com. Nov. (Archamoebae, Pelobiontida). *Cell and Tissue Biology* , 9 (2), 158-165.
- Berryman, A. (1985). *Population Systems. A General Introduction*. Pullman: Springer Science+Business Media LLC.
- Berryman, A. (2002). Population: a central concept for ecology? *Oikos* , 97 (3), 439-442.
- Bird, A., & Tobin, E. (2012). *Natural Kinds*. (E. Zalta, Ed.) Recuperado el 22 de 02 de 2014, de Stanford Encyclopedia of Philosophy: <http://plato.stanford.edu/archives/win2012/entries/natural-kinds/>
- Bold, H., Alexopoulos, C., & Delevoryas, T. (1980). *Morphology of Plants and Fungi* (4th ed ed.). New York: Harper & Row.
- Booth, A. (2014). Symbiosis, selection, and individuality. *Biol Philos* , 29 (5), 657-673.
- Bouchard, F. (2008). Causal Processes, Fitness and the Differential Persistence of Lineages. *Philosophy of Science* (75), 560-570.
- Bouchard, F. (2011). Darwinism without populations: a more inclusive understanding of the "Survival of the Fittest". *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*. 42: 110.

- Bouchard, F., & Huneman, P. (2013). *From Gropus to Individuals. Evolution and Emerging Individuality*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Bourtzis, K., & Miller, T. (2003). *Insect Symbiosis*. Boca Raton: CRC Press.
- Boyd, R. (1999). Homeostasis, Species, and Higher Taxa. In R. Wilson, *Species. New Interdisciplinary Essays* (pp. 141-185). Cambridge, Mass: MIT .
- Brackman, G., & Coenye, T. (2015). Quorum sensing inhibitors as anti-biofilm agents. *Curr Pharm Des* , 21 (1), 5-11.
- Brower, A. (2000). Evolution Is Not a Necessary Assumption of Cladistics. *Cladistics* (16), 143-154.
- Brown, J. H., et al. (2004). Toward a Metabolic Theory of Ecology. *Ecology* , 85 (7), 1771-1789.
- Brune, A. (2014). Symbiotic digestion of lignocellulose in termite guts. *Nature Reviews Microbiology* (12), 168-180.
- Brune, A., & Stingl, U. (2006). Prokaryotic symbionts of termite gut flagellates: phylogenetic and metabolic implications of a tripartite symbiosis. *Prog Mol Subcell Biol* , 41, 39-60.
- Buss, L. (1987). *The evolution of individuality*. Princeton: Princeton Univ. Press.
- Buss, L., & Dick, M. (1992). The Middle Ground of Biology: Themes in the Evolution of Development. En P. Grant, & H. Horn, *Molds, Molecules and Metazoa. Growing points in evolutionary biology* (págs. 77-98). Princeton: Princeton Univ. Press.
- Camus, P., & Lima, M. (2002). Populations, Metapopulations, and the Open-Closed Dilemma: The Conflict between Operational and Natural Population Concepts. *Oikos* , 97 (3), 433-438.
- Caponi, G. (2013). Las especies son linajes de poblaciones microevolutivamente interconectadas: una mejor delimitación del concepto evolucionario de especie. *Principia* , 17 (3), 395-418.
- Carvalho Ramos, M. (2001). Consideraciones sobre la Palingénesis. En N. Papavero, J. Pujol-Luz, & J. Llorente-Bousquets, *Historia de la Biología Comparada* (Vol. VI, págs. 293-297). Cd. de México: UNAM.
- Casselmann, A. (2007 Oct). *Strange bur True: Tha Largest Organism on Earth Is a Fungus*. Retrieved 2014, 12-June from Scientific American: More Science: <http://www.scientificamerican.com/article/strange-but-true-largest-organism-is-fungus/>
- Cassone, B., Redinbaugh, M., Dorrance, A., & Michel, A. (2015). Shifts in *Buchnera aphidicola* density in soybean aphids (*Aphis glycines*) feeding on virus-infected soybean. *Insect Molecular Biology* , 24 (4), 422-431.
- Caumette, P., Brochier-Armanet, C., & Normand, P. (2011). Taxonomy and Phylogeny of Prokaryotes. In J.-C. Bertrand, & Et.Al., *Environmental Microbiology: Fundamentals and Applications* (pp. 145-189). Dordrecht: Springer.
- Cheung, T. (2010a). What is an "Organism"? On the Occurrence of a New Term and Its Conceptual Transformations 1680-1850. *Hist. Phil. Of Life Sci.* , 32 (2/3), 155-194.
- Cheung, T. (2010b). Transitions and Borders between Animals, Humans and Machines, 1600-1800: Introduction. In T. Cheung, *Transitions and Borders between Animals, Humans and machines, 1600-1800* (pp. 1-3). Leiden: Brill.
- Chung, C. (2003). On the origin of the typological/population distinction in Ernst Mayr's changing views of species, 1942-1959. *Stud. Hist. Phil. Biol. & Biomed. Sci.* (34), 277-296.

- Chystiakova, L., & Frolov, A. (2011). Light and electron microscopic study of *Pelomyxa stagnalis* sp. n. (Archamoebae, Pelobiontida). *Cell and Tissue Biology*, 5 (1), 90-97.
- Clark, W. (1999). The Death of Metaphysics in Enlightened Prussia. In W. Clark, J. Golinski, & S. Schaffer, *The Sciences in Enlightened Europe* (pp. 423-473). Chicago: Univ. Chicago Press.
- Clarke, E. (2011). The Problem of Biological Individuality. *Biological Theory*, 5 (4), 312-325.
- Clarke, E., & Okasha, S. (2013). Species and organisms: what are the problems? En P. Huneman, & F. Bouchard, *From Groups to Individuals: Perspectives on Biological Associations and Emerging Individuality* (págs. 55-76). Cambridge, MA: MIT Press.
- Clerc, P. (1998). Species concepts in the genus *Usnea* (Lichenized Ascomycetes). *Lichenologist*, 30 (4-5), 321-340.
- Cohen, A. (2009). *Kant and the Human Sciences. Biology, Anthropology and History*. London: Palgrave Macmillan.
- Cohen, J. (2010). A case to which no parallel exists: The influence of Darwin's Different Forms of Flowers. *Am. J. Bot*, 97 (5), 701-716.
- Coldwater, M. (2013). *Levesl of organization of life song/Youtube*. Retrieved 2016 йил 03 from <https://www.youtube.com/watch?v=q1PGPGXhycs>
- CONABIO. (2012, 17-08). *Jaguar (Panthera onca)*. Retrieved 2015, 28-09 from Naturalista: <http://naturalista.conabio.gob.mx/>
- Costerton, W. (2004). A short history of the development of the biofilm concept. En M. Ghannoum, & G. O'Toole, *Microbial Biofilms* (págs. 4-19). Washington: ASM.
- Crichton, M. (1990). *Jurassic Park*. Knopf. New York.
- Currie, C. (2004). Ants, Agriculture, and Antibiotics. A Quadripartite Symbiosis. In J. Seckbach, *Symbiosis: Mechanisms and Model Systems* (pp. 685-699). Dordrecht: Kluwer Academic Pub.
- Curtis, H., et al. (2008). *Curtis-Biología (7a edición ed.)*. Buenos Aires: Médica Panamericana.
- Cvitkovitch, D. (2004). Genetic exchange in Biofilms. En M. Ghannoum, & G. O'Toole, *Microbial Biofilms* (págs. 192-205). Washington: ASM.
- Czaczyk, K., & Myszka, K. (2007). Biosynthesis of extracellular polymeric substances (EPS) and its role in microbial biofilm formation. *Polish. J. of Environ. Stud*, 16 (6), 799-806.
- Darwin, C. (1837-1838). *Notebook B*. (<http://darwin-online.org.uk/content/frameset?itemID=CUL-DAR121.-&viewtype=side&pageseq=1>, Ed.) London: Manuscript.
- Darwin, C. (1998[1859]). *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life* (1st ed ed.). Oxford: Oxford Univ. Press.
- Darwin, C. (1868). *The Variation of Plants and Animals under Domestication* (<http://darwin-online.org.uk> ed.). London: John Murray.
- Darwin, C. (1877). *The Different Forms of Flowers on Plants of The Same Species* (<http://darwin-online.org.uk> ed.). London: John Murray.
- Dawkins, R., & Margulis, L. (2009). *Voices form Oxford*. Recuperado el 04 de 2015, de Homage to Darwin / Part 3: <https://vimeo.com/51768267>
- de Kievit, T. (2009). Quorum sensing in *Pseudomonas aeruginosa* biofilms. *Environ Microbio*, 11 (2), 279-288.

- de Queiroz, K. (2005). Ernst Mayr and the modern concept of species. *PNAS* , 102 (suppl. 1), 6600-6607.
- de Vos, W. (2015). Microbial biofilms and the human intestinal microbiome. *NPJ Biofilms and Microbiomes* , 1 (15005), 1- 3.
- Dedeine, F., Bandi, C., Boulétreau, M., & Kramer, L. (2003). Insights into Wolbachia Obligatory Symbiosis. En K. Bourtzis, & T. Miller, *Insect Symbiosis* (págs. 267-282). Boca Raton: CRC Press.
- Detrain, C., & Deneubourg, J.-L. (2006). Self-organized structure in a superorganism: do ants "behave" like molecules? *Physics of Life Reviews* , 3 (3), 162-187.
- Devitt, M. (2008). Resurrecting Biological Essentialism. *Philosophy of Science* (75), 344-382.
- Devitt, M. (2010). Species have (partly) intrinsic essences. *Philosophy of Science* , 77 (5), 648-661.
- Digby Thomas, R. (2001). *Digby: The Gunpowder Plotter's Legacy*. London: Janus Pub.
- Dimijian, G. (2000). Evolving together: the biology of symbiosis. *BUMC Proceedings* , 13, 217-226.
- Dolfing, J. (2014). Syntrophy in microbial fuel cells. *ISME Journal* , 8, 4-5.
- Domingo, R. (1997). *Ciencias de la Naturaleza: Ecología, El Medio Ambiente* (Vol. III). Barcelona: Planeta.
- Donlan, R. (2002). Biofilms: Microbial Life on Surfaces. *Emerging Infectious Diseases* , 8 (9), 881-890.
- Doyle, R. (1999). *Biofilms*. San Diego: Academic Press.
- Duchesneau, F. (2014). Organism-mechanism relationship. En O. Nachtomy, & J. Smith, *The Life Sciences in the Early Modern Philosophy*. Oxford, USA: Oxford Univ. Press.
- Duncan, M. et al. (2013). Small things, big consequences: microbial perspectives on Biology. En K. Kampourakis, *The Philosophy of Biology: A companion for educators* (págs. 373-394). Dordrecht: Springer-Verlag.
- Duncan, R. (06 de 05 de 2014). *Rebecca Duncan Research*. Obtenido de <http://www.bio.miami.edu/rduncan/research/>
- Dupré, J., & O'Malley, M. (2009). Varieties of living things: Life at the intersection of lineage and metabolism. *Philos Theor Biol* , 1, 1-25.
- Dyer, B. (1989). Symbiosis and Organismal Boundaries. *American Zoologist* , 29 (3), 1085-1093.
- Ehrlich, P., & Daily, G. (1993). Population Extinction and Saving Biodiversity. *Ambio* , 22 (2/3), 64-68.
- Eldredge, N. (1985). *Unfinished Synthesis. Biological Hierarchies and Modern Evolutionary Thought*. New York: Oxford University Press.
- Eldredge, N. (2008). Hierarchies and the Sloshing Bucket: Toward the Unification of Evolutionary Biology. *Evolution: Education and Outreach* , 1 (1), 10-15.
- Eldredge, N. (2015). *Eternal Ephemera*. New York: Columbia Univ Press.
- Eldredge, N. et al. (2014). *The Hierarchy Group*. Retrieved 2016, 01 from <http://hierarchygroup.com/>
- Ereshefsky, M. (1992). *The Units of Evolution. Essays on the Nature of Species*. Cambridge, Mass: MIT Press.
- Ereshefsky, M. (2004). *The Poverty of the Linnaean Hierarchy*. Cambridge, MA: Cambridge Univ. Press.

- Ereshefsky, M. (2010). Darwin's solution to the species problem. *Synthese* (175), 405-425.
- Ereshefsky, M., & Matthen, M. (2005). Taxonomy, Polymorphism, and History: An Introduction to Population Structure Theory. *Philosophy of Science* (72), 1-21.
- Ereshefsky, M., & Pedroso, M. (2013). Biological Individuality: The Case of Biofilms. *Biology and Philosophy*, 28 (2), 331-349.
- Febvay, G., et al. (1999). Fate of dietary sucrose and neosynthesis of amino acids in the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*, reared on different diets. *Experimental Biology* (202), 2639-2652.
- Flemming, H.-C., Neu, T., & Wozniak, D. (2007). The EPS matrix: the "House of Biofilm Cells". *Journal of Bacteriology*, 189 (22), 7945-7947.
- Flemming, H.-C., & Wingender, J. (2010). The biofilm matrix. *Nature Reviews Microbiology*, 8, 623-633.
- Flint, S., & Wolfaardt, G. (2012). Corrosion and Fouling. En G. Lear, & G. Lewis, *Microbial Biofilms* (págs. 111-128). Norfolk, U.K.: Caister Academic Press.
- Frank, S. (1997). Models of Symbiosis. *The Am. Nat.*, 150 (S1), S80-S99.
- Friedl, T., & Bhattacharya, D. (2002). Origin and evolution of green lichen algae. En J. Seckbach, *Symbiosis: Mechanisms and Model Systems* (págs. 343-357). Dordrecht: Kluwer Academic Press.
- Frolov, A., Chystjakova, L., & Malysheva, M. (2011). Light and electron microscopic study of *Pelomyxa flava* sp. n. (Archamoebae, Pelobiontida). *Cell & Tissue Biol.*, 5 (1), 81-89.
- Frolov, A., Chystjakova, L., Gudkov, A., & Malysheva, M. (2007). Morphological study of cysts of *Pelomyxa palustris* Greeff, 1874. *Cell and Tissue Biology*, 1 (5), 457-466.
- Futuyma, D. (2005). *Evolution*. Sunderland: Sinauer.
- Gallegos-Neyre, E., Lugo-Vázquez, A., & Et.Al. (2014). Biodiversidad de protistas amébidos de vida libre en México. *Rev. Mex. de Biodiversidad*, Supl 85, S10-S25.
- Genome Sequence of the Intracellular Bacterium *Wolbachia*. (2004). *PLoS Biol*, 2 (3), e76.
- Gerardo, N. (2015). Harnessing evolution to elucidate the consequences of symbiosis. *PLoS Biol*, 13 (2), e1002066.
- Ghiselin, M. (1974). A radical solution to the Species Problem. *Systematic Zoology*, 23 (4), 536-544.
- Gilbert, S. (2014). Symbiosis as the way of eukaryotic life: the dependent co-origination of the body. *J. Biosci.*, 39 (2), 210-209.
- Gilbert, S., Sapp, J., & Tauber, A. (2012). A symbiotic view of life: we have never been individuals. *The Quarterly Review of Biology*, 87 (4), 325-341.
- Gill, A., Darby, A., & Makepeace, B. (2014). Iron Necessity: The Secret of *Wolbachia*'s Success? *PLoS Negl Trop Dis*, 8 (10), e3224.
- Gillooly, J., Hou, C., & Kaspari, M. (2010). Eusocial insects as superorganisms: Insights from metabolic theory. *Communicative & Integrative Biol*, 3 (4), 360-362.
- Ginsborg, H. (2001). Kant on understanding organisms as Natural Purposes. En E. Watkins, *Kant and the Sciences* (págs. 231-258). New York: Oxford Univ. Press.
- Godfrey-Smith, P. (2008). Varieties of population structure and the levels of selection. *Brit. Phil. Sci.*, 59, 25-50.
- Godfrey-Smith, P. (2009). *Darwinian Populations and Natural Selection*. Oxford: Oxford Univ Press.

- Goldstone, R., et al. (2012). Quorum sensing and social interactions in microbial biofilms. En G. Lear, & G. Lewis, *Microbial biofilms. Current research and applications* (págs. 1-24). Norfolk, U.K.: Caister Academic Press.
- Gordon, D. (2016). Collective Wisdom of Ants. *Sci Am* , 314 (2), 44-47.
- Gould, S. (1987). A most ingenious paradox. En *Flamingo's Smile* (págs. 78-95). New York: W.W. Norton.
- Gould, S. J. (1989). *Wonderful Life: The Burgess Shale and the Nature of History*. New York: W.W. Norton.
- Gould, S. J. (1996). *Full House. The Spread of Excellence from Plato to Darwin*. New York: Three Rivers.
- Gould, S. J. (2002). *The Structure of the Evolutionary Theory*. Cambridge, Mass: Belknap Press Harvard Univ. Press.
- Gould, S. J. (2003). *The Hedgehog, the Fox, and the Magister's Pox: Mending the Gap between Science and the Humanities*. New York: Harmony.
- Groh, C., Tautz, J., & Rössler, W. (2004). Synaptic organization in the adult honey bee brain is influenced by brood-temperature control during pupal development. *PNAS-Neuroscience* , 101 (12), 4268-4273.
- Guerra Sierra, B. (2008). Micorriza arbuscular. Recurso microbiológico de la agricultura sostenible. *Tecnología en Marcha* , 21 (1), 191-201.
- Haber, M. (2013). Colonies are individuals: revisiting the superorganism revival. En F. Bouchard, & P. Huneman, *From Groups to Individuals. Evolution and Emerging Individuality* (págs. 195-217). Cambridge, MA: MIT Press.
- Haldane, J. B. S. (2002[1927]). *Possible Worlds and Other Papers*. New Brunswick: Transaction Pub.
- Hanski, I. (1998). Metapopulation dynamics. *Nature* , 396, 41-49.
- Hanski, I., & Gaggiotti, O. (2004). Metapopulation Biology: past, present and future. In I. Hanski, & O. Gaggiotti, *Ecology, Genetics and Evolution of Metapopulations* (pp. 3-21). Burlington: Academic Press.
- Hanski, I., & Simberloff, D. (1997). The metapopulation approach, its history, conceptual domain, and application to conservation. In I. Hanski, & M. Gilpin, *Metapopulation Biology. Ecology, Genetics and Evolution* (pp. 5-26). San Diego: Academic Press.
- Haraway, D. (2008). *When Species Meet*. Minneapolis: Univ. Minnesota Press.
- Hathaway, R. (1969). *Hierarchy and the definition of order in the letters of Pseudo-Dionysius*. The Hague: Martinus Nijhoff.
- Herron, M. (2009). Many from one. Lessons from the volvocine algae on the evolutionary of multicellularity. *Communicative & Integrative Biology* , 2 (4), 368-370.
- Herron, M. (2016). Origins of multicellular complexity: Volvox and the volvocine algae. *Molecular Ecology* , 25, 1213-1223.
- Herron, M., & Michod, R. (2008). Evolution of complexity in the Volvocine Algae: transitions in individuality through Darwin's Eye. *Evolution* , 62 (2), 436-451.
- Herron, M., Hackett, J., Aylward, F., & Michod, R. (2009). Triassic origin and early radiation of multicellular volvocine algae. *PNAS* , 109 (9), 3254-3258.

- Hey, J. (2001). *Genes, Categories and Species*. Cambridge, Mass: Oxford Univ. Press.
- Hey, J. (2011). Regarding the confusion between the population concept and Mayr's "population thinking". *The Quarterly Review of Biology* , 86 (4), 253-264.
- Hey, J. et al. (2003). Understanding and confronting species uncertainty in biology and conservation. *Trends in Ecology and Evolution* , 18 (11), 597-603.
- Hölldobler, B., & Wilson, E. (2009). *The Superorganism. The beauty, elegance and strangeness of insect societies*. New York: Norton.
- Hou, C., Kaspari, M., Vander Zanden, H., & Gillooly, J. (2009). Energetic basis of colonial living social insects. *PNAS* , 107 (8), 3634-3638.
- Hull, D. (1976). Are species really individuals? *Systematic Zoology* , 25 (2), 174-191.
- Hull, D. (1978 [1992]). A matter of individuality. En M. Ereshefsky, *The Units of Evolution. Essays on the Nature of Species*. Cambridge: MIT Press.
- Huneman, P. (2006). From the Critique of Judgement to the hermenetics of nature: Sketching the fate of philosophy of nature after Kant. *Continental Philosophy Review* , 39 (1), 1-34.
- Huneman, P. (2014a). Individuality as a theoretical scheme. I. Formal and material concepts of individuality. *Biol. Theory* , 9 (4), 361-373.
- Huneman, P. (2014b). Individuality as a theoretical scheme. II. About the weak individuality of organisms and ecosystems. *Biol. Theory* , 9 (4), 374-381.
- Huxley, J., & Kettlewell, H. (1984). *Darwin*. Barcelona: Salvat.
- ICTV. (2013-02). *The International Code of Virus Classification and Nomenclature*. Retrieved 2016-15-03 from International Committee on Taxonomy of Viruses: <http://www.ictvonline.org/codeOfVirusClassification.asp>
- Jablonka, E., & Lamb, M. (2013). *Evolución en cuatro dimensiones*. Buenos Aires: Capital Intelectual.
- Jackson, B., & McInerney, M. (2002). Anaerobic microbial metabolism can proceed close to thermodynamic limits. *Nature* , 415 (6871), 454-456.
- Jaffe, K. (2008). Leaf-Cutting Ants (Formicidae: Myrmicine: Attini). In J. Capinera, *Encyclopedia of Entomology* (2nd ed., pp. 2151-2160). Heidelberg: Springer.
- Jeon, K. (2002). Foreword-Symbiosis. En J. Seckbach, *Mecanisms and Model Symbiosis* (pág. xiii). Dordrecht: Kluwer Academic Press.
- Kant, I. (1987 [1790]). *Critique of Judgment. Including the First Introduction*. (W. Pluhar, Trad.) Indianapolis: Hackett Pub. Co.
- Kirk, D. (2005). A twelve-step program for evolving multicelularity and a division of labor. *BioEssays* , 27 (3), 299-310.
- Kitcher, P. (1984 [1992]). Species. En M. Ereshefsky, *The Units of Evolution. Essays on the Nature of Species*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Kohn, A. (1989). Natural History and the necessity of the organism. *American Zoologist* , 29 (3), 1095-1103.
- Kokare, C. et al. (2009). Biofilm: importance and its applications. *Indian Journal of Biotechnology* , 8, 159-168.
- Kolenbrander, P. et al. (2002). Communication among Oral Bacteria. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* , 66 (3), 486-505.

- König, H., Li, L., Wenzel, M., & Fröhlich, J. (2006). Bacterial ectosymbionts which confer motility: *Mixotricha paradoxa* from the intestine of the Australian termite *Mastotermes darwiniensis*. En J. Overmann, *Molecular Basis of Symbiosis* (págs. 77-108). Berlin: Springer Verlag.
- Konstantinidis, K., Ramete, A., & Tiedje, J. (2006). The bacterial species definition in the genomic era. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 361, 1929-1940.
- Kramer, P., & Bressan, P. (2015). Humans as superorganisms: how microbes, viruses, imprinted genes and other selfish entities shape our behavior. *Perspectives on Psychological Science*. In press.
- Kreager, P. (2009). Darwin and Lotka: Two concepts of population. *Demographic Research*, 21 (16), 469-502.
- Krumbein, W., Paterson, D., & Zavarzin, G. (2003). *Fossil and Recent Biofilms. A Natural History of Life on Earth*. Dordrecht: Springer.
- l'Anson Price, R., & Grüter, C. (2015). Why, when and where did honey bee dance communication evolve? *Front. Ecol. Evol.*, 3 (125), 1-7.
- Laubichler, M. (2001). The Organism is dead. Long live the organism! *Perspectives on Science*, 8 (3), 286-315.
- Lavy, O., Sher, N., Malik, A., & Chiel, E. (2015). Do bacterial symbionts govern aphid's dropping behavior? *Environmental Entomology*, 44 (3), 588-592.
- Lear, G. et al. (2012). Biofilms in freshwater: their importance for the maintenance and monitoring of freshwater health. En G. Lear, & G. Lewis, *Microbial biofilms. Current research and applications* (págs. 129-151). Norfolk, U.K.: Caister Academic Press.
- Leigh, V. V. (1976). Ecological Species, Multispecies, and Oaks. *Taxon*, 25 (2/3), 233-239.
- Levit, G., & Meister, K. (2006). The history of essentialism vs Ernst Mayr's "Essentialism Story": A case study of German idealistic Morphology. *Theo in Biosciences* (124), 281-307.
- Linné, C. (1749). *Oeconomia naturæ*. (<http://books.google.es/books?id=Co4ZAAAAYAAJ&printsec=frontcover&dq=oeconomia+natura&hl=es&sa=X&ei=fzhtVM7QFsmSyASZ0YGwAw&ved=0CBQQ6AEwAA#v=onepage&q=oeconomia%20naturae&f=false>, Ed.) Upsala: Isacus Biberger.
- López-García, P., & Moreira, D. (2002). The syntrophy hypothesis for the origin of eukaryotes. En J. Sckbach, *Symbiosis: mechanism and Model Systems* (págs. 133-146). Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.
- Lozupone, C., Stombaugh, J., & Et. Al. (2015). Diversity, stability and resilience of the human gut microbiota. *Nature*, 489 (7415), 220-230.
- Lücking, R., Dal-Forno, M., & Et. al. (June de 2014). *A single macrolichen constitutes hundreds of unrecognized species*. Recuperado el 02 de 07 de 2014, de PNAS: <http://www.pnas.org/content/early/2014/06/26/1403517111>
- Margulis, L., & Dolan, M. (2002). *Early Life. Evolution on the PreCambrian Earth* (2nd ed ed.). Sudbury, MA: Jones & Bartlett.
- Margulis, L. & Sagan, D. (1997). *Microcosmos: four billion years of evolution from our microbial ancestors*. Los Angeles: Univ. California Press.
- Margulis, L., & Sagan, D. (2001). *The beast with five genomes*. Recuperado el 23 de 05 de 2014, de Natural History. 110. 38.: http://www.naturalhistorymag.com/htmlsite/master.html?http://www.naturalhistorymag.com/htmlsite/0601/0601_feature.html

- McShea, D. (19 de May de 2015). Three trends in the History of Life: an evolutionary syndrome. *Evol. Biol.* , 1-12.
- Matsen IV, F. (2015). Phylogenetics and the human microbiome. *Syst. Biol.* , 64 (1), e26-e41.
- Maynard Smith, J., & Szathmáry, E. (1995). *The Major Transitions in Evolution*. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Mayr, E. (1959). Darwin and The Evolutionary Theory in Biology. En A. S. Washington, *Evolution and Anthropology: A Centennial Appraisal* (págs. 1-10). Washington, D.C.: Anthropological Soc of Washington.
- Mayr, E. (1982). *The Growth of Biological Thought*. Cambridge, Mass: Belknap Press. Harvard Univ. Press.
- Mayr, E. (1988). *Toward a New Philosophy of Biology*. Cambridge, Mass: Harvard Univ. Press.
- Mayr, E. (1991). *One Long Argument*. Cambridge, Mass: Harvard Univ. Press.
- Mayr, E. (1999 [1942]). *Systematics and the Origin of Species*. New York: Harvard Univ. Press.
- Menegaz, A., & Mengascini, A. (2005). El concepto de niveles de organización de los seres vivos en los contextos de enseñanza. *Enseñanza de las ciencias* (Extra VII Congreso).
- Merrit, J., Kadouri, D., & O'Toole, G. (2011). Growing and Analyzing Static Biofilms. *Current Protocols in Microbiology* , Unit 1B.1 (Suplement 22), 1-18.
- Michod, R. (2011). Evolutionary transitions in individuality: multicellularity and sex. In B. Calcott, & K. Sterelny, *The Major Transitions in Evolution Revisited* (pp. 169-198). Cambridge, MA: MIT Press.
- Michod, R., & Herron, M. (2006). Cooperation and conflict during evolutionary transitions in individuality. *J Evol. Biol.* , 19 (5), 1406-1409.
- Millstein, R. (2009). Population as Individuals. *Biological Theory* , 4 (3), 267-273.
- Millstein, R. (2014). How the concept of population resolves concepts of environment. *Philosophy of Science* , 81 (5), 741-755.
- Mi-ichi, F., et al. (2015). *Entamoeba* mitosomes play an important role in encystation by association with cholesteryl sulfate synthesis. *PNAS* , 112 (22), E2884-E2890.
- Moore, J. (2006). *An Introduction to the Invertebrates*. Cambridge, U.K.: Cambridge Univ. Press.
- Moran, N., & Mira, A. (2001). The process of genome shrinkage in the obligate symbiont *Buchnera aphidicola*. *Genome Biology* , 2 (12), 1-12.
- Morgan, X., Segata, N., & Huttenhower, C. (2013). Biodiversity and functional genomics in the human microbiome. *Trends in Genetics* , 29 (1), 51-58.
- Moritz, R., & Southwick, E. (1992). *Bees as Superorganisms*. Berlin: Springer.
- Morris, B., et al. (2013). Microbial syntrophy: interaction for the common good. *FEMS Microbio Rev* , 37, 384-406.
- Nachtomy, O. (2014). Infinity and life. En O. Nachtomy, & J. Smith, *The Life Sciences in Early Modern Philosophy*. Oxford, U.S.A.: Oxford Univ. Press.
- Nachtomy, O., & Smith, J. (2014). *The Life Sciences in Early Modern Philosophy*. New York: Oxford Univ. Press.

- Nakabachi, A., et al. (2006). The 160-Kilobase Genome of the Bacterial Endosymbiont Carsonella. *Science*, 314 (5797), 267.
- Nardon, P., & Charles, H. (2002). Morphological aspects of symbiosis. En J. Seckbach, *Symbiosis: Mechanisms and Models Systems*. Dordrecht: Kluwer Academic Press.
- Nazar, J. (2007). Biofilms bacterianos. *Rev. Otorrinolaringol. Cir. Cabez Cuello* (67), 61-72.
- Niemi, R. (2006). *Portuguese Man of War, Physalia physalis*. Recuperado el 12 de 03 de 2015, de Organismal Biology University of Wisconsin-La Crosse : http://bioweb.uwlax.edu/bio203/s2008/niemi_riss/index.htm
- O'Malley, M. (2014). *Philosophy of Microbiology*. Cambridge, UK: Cambridge Univ Press.
- O'Toole, G., & Ghannoum, M. (2004). Introduction to Biofilms: Conceptual Themes. En M. Ghannoum, & G. O'Toole, *Microbial Biofilms* (págs. 1-3). Washington: ASM.
- Overmann, J. (2006). *Molecular Basis of Symbiosis*. Berlin: Springer.
- Panchen, A. L. (1992). *Classification, Evolution, and the Nature of Biology*. Cambridge, New York: Cambridge Univ. Press.
- Papavero, N., Pujol-Luz, J., & Llorente-Bousquets, J. (2001). *Historia de la Biología Comparada*. Cd. de México: UNAM.
- Paracer, S., & Ahmadjian, V. (2000). *Symbiosis. An introduction to Biological Associations*. New York: Oxford Univ. Press.
- Pearsall, J., & Trumble, B. (1996). *The Oxford Reference Dictionary*. Chicago: Oxford Univ. Press.
- Pepper, J., & Herron, M. (2008). Does Biology need an organism concept? *Biol. Rev.* (83), 621-627.
- Percival, S., Knottenbelt, D., & Cochrane, C. (2011). Introduction to Biofilms. En S. Percival, S. Malic, H. Cruz, & D. Williams, *Biofilms and Veterinary Medicine* (Vol. 6, págs. 41-68). Heidelberg: Springer Verlag.
- Pérez-Brocal, V., et al. (2006). A Small Microbial Genome: The End of a Long Symbiotic Relationship? *Science*, 314 (5797), 312-313.
- Philippot, L., Raaijmakers, j., Lemenceau, P., & van der Putten, W. (2013). Going back to the roots: the microbial ecology of the rhizosphere. *Nature Reviews Microbiology*, 11 (11), 789-799.
- Popat, R., et al. (2012). Quorum-sensing and cheating in bacterial biofilms. *Proc. R. Soc. B.* (279), 4765-4771.
- Rai, A., Bergman, B., & Rasmussen, U. (2003). *Cyanobacteria in Symbiosis*. New York: Kluwer Academic Pub. .
- Reeve, K., & Hölldobler, B. (2007). The emergence of a superorganism through intergroup competition. *PNAS*, 104 (23), 9736-9740.
- Reid, R. (1989). The Unwhole Organism. *American Zoologist*, 29 (3), 1133-1140.
- Remmert, H. (1980). *Ecology. A textbook*. Berlin: Springer-Verlag.
- Reyes Jaramillo, I. (2011). La micorriza arbuscular (MA) centro de la rizósfera: comunidad microbiológica dinámica del suelo. *ContactoS*, 81, 17-23.
- Richards, R. (2010). *The Species Problem*. Cambridge, New York: Cambridge Univ. Press.
- Rodríguez, J. M., et al. (2015). The composition of the gut microbiota throughout life, with an emphasis en early life. *Microbial Ecology in Health and Disease* (26), 1-17.

- Rodríguez-Pereyra, G. (2009). *Nominalism in Metaphysics*. (E. Zalta, Ed.) Recuperado el 05 de 2014, de Stanford Encyclopedia of Philosophy: <http://plato.stanford.edu/archives/spr2009/entries/nominalism-metaphysics/>
- Rohwer, F., & Barott, K. (2013). Viral information. *Biol Philos* , 28 (2), 283-297.
- Rosner, H. (2013). Return of the Natives. *Scientific American* , 309 (3), 61-65.
- Rouland-Lefèvre, C., & Bignell, D. (2004). Cultivation of Symbiotic Fungi by Termites of the Subfamily Macrotermatinae. In J. Seckbach, *Symbiosis: Mechanisms and Model Systems* (pp. 731-756). Dordrecht: Kluwer Academic Pub.
- Rouland-Lefèvre, C., Inoue, T., & Johjima, T. (2006). *Termitomyces*/Termite Interactions. In H. König, & A. Varma, *Intestinal Microorganisms of Termites and Other Invertebrates* (pp. 335-349). Berlin: Springer.
- Sakuragi, Y., & Kolter, R. (2007). Quorum-Sensing Regulation of the Biofilm Matrix Genes (pel) of *Pseudomonas aeruginosa*. *J. Bacteriology* , 189 (14), 5383-5386.
- Salthe, S. (1985). *Evolving Hierarchical Systems. Their structure and representation*. New York: Columbia Univ. Press.
- Sankar, S., et al. (2015). The human gut microbiome, a taxonomic conundrum. *Systematics and Applied Microbiology* , 38, 276-286.
- Santelices, B. (1999). How many kinds of individual are there? *Trends Ecol. Evol* , 14 (4), 152-155.
- Sapp, J. (1994). *Evolution by Association. A history of symbiosis*. New York: Oxford Univ. Press.
- Satrkey, M., Gray, K., Chang, S., & Parsek, M. (2004). A sticky business: the extracellular polymeric substance matrix of bacterial biofilms. En M. Ghannoum, & G. O'Toole, *Microbial Biofilms* (págs. 174-191). Washington: ASM.
- Schaefer, J., & Benton, T. (2006). Towards maturation of the population concept. *Oikos* , 112 (1), 236-240.
- Schmitt, C., & Tatum, M. (2008). *The Malheur National Forest: Location of the World's Largest Living Organism [The Humongous Fungus]* . USDA, Forest Service. Pacific Northwestern Region: USDA.
- Seeley, T. (1985). *Honeybee Ecology. A Study of Adaptation in Social Life*. Princeton: Princeton Univ. Press.
- Seeley, T. (1995). *The Wisdom of the Hive. The Social Physiology of Honey Bee Colonies*. Cambridge, Mass.: Harvard Univ. Press.
- Seleski, B. (n.d.). *Ted Ed Lessons Worth Sharing*. Retrieved 2016-03 from Making sense of how life fits together - Bobbi Seleski: <http://ed.ted.com/lessons/making-sense-of-how-life-fits-together-bobbi-seleski>
- Seckbach, J. (2004). *Symbiosis: Mechanisms and Model Systems*. New York: Kluwer Academic Pub.
- Singh, Y., et al. (2013). Emerging importance of holobionts in evolution and in probiotics. *Gut Pathogens* , 5, 1-8.
- Smirnov, A., et al. (2005). Molecular phylogeny and classification of the Lobose Amoebae. *Protist* , 156, 129-142.
- Smith, J. (2011). *Divine Machines. Leibniz and the sciences of life*. Princeton: Princeton Univ. Press.

- Smith, M., & Caron, J.-B. (2015). Hallucigenia's head and the pharyngeal armature of early ecdyzoans. *Nature*, 523 (7558), 75-78.
- Sober, E. (1980). Evolution, Population Thinking and Essentialism. *Philosophy of Science*, 47 (3), 350-383.
- Sober, E. (2008). *Evidence and Evolution*. Cambridge Univ. Press. New York. New York: Cambridge Univ. Press.
- Solomon, E., Berg, L., & Martin, D. (2007). *Biology*. Pacific Grove: Brooks-Cole
- Sommer, F., & Bäckhed, F. (2013). The gut microbiota - masters of host development and physiology. *Nature Reviews-Microbiology*, 11, 227-238.
- Staley, J. (2006). The bacterial species dilemma and the genomic-phylogenetic species concept. *Phil. Trans. R. Soc*, 361, 1899-1909.
- Stamos, D. (2002). Species Languages and the Horizontal/Vertical Distinction. *Biology & Philosophy* (17), 171-198.
- Stamos, D. (2003). *The Species Problem. Biological Species, Ontology, and the Metaphysics of Biology*. Maryland: Lexington.
- Stamos, D. (2007). *Darwin and the Nature of Species*. New York: State Univ. New York Press.
- Stephenson, S. (2010). *The Kingdom Fungi. The biology of mushrooms, molds and lichens*. China: Timber Press.
- Strelny, K., & Griffiths, P. (1999). *Sex and Death. An introduction to Philosophy of Biology*. Chicago: Chicago Univ. Press.
- Straub, L., et al. (2015). Superorganism resilience: eusociality and susceptibility of ecosystem service providing insects stressors. *Current Opinion in Insect Science*, 12, 109-112.
- Sullivan, D. J. (2008). Aphids (Hemiptera: Aphididae). In J. Capinera, *Encyclopedia of Entomology* (2nd ed., pp. 191-215). Heidelberg: Springer.
- Sutherland, I. (2001). Biofilm exopolysaccharides: a strong and sticky framework. *Microbiology* (147), 3-9.
- Szabó, Z. (2005). Nominalism. En M. Loux, & D. Zimmerman, *The Oxford Handbook of Metaphysics* (págs. 11-45). New York: Oxford Univ. Press.
- Tautz, J. (2008). *The Buzz about Bees. Biology of a Superorganism*. Berlin: Springer.
- Tëmkin, I., & Eldredge, N. (2015). Networks and hierarchies: approaching complexity in evolutionary theory. En E. Serrelli, & N. Gontier, *Macroevolution. Explanation, Interpretation and Evidence*. Dordrecht: Springer.
- Tirado Segura, F., & López Trujillo, A. (1994). Problemas de la enseñanza de la Biología en México. *Perfiles Educativos* (66), 51-57.
- Tortora, G., & Derrickson, B. (2009). *Principios de Anatomía y Fisiología* (11a ed.). Buenos Aires: Panamericana.
- Turner, S. (2000). *The Extended Organism. The Physiology of Animal-Built Structures*. Cambridge, Mass: Harvard Univ Press.
- Turner, S. (2001). On the Mound of *Macrotermes michaelseni* as an Organ of Respiratory Exchange. *Physiological and Biochemical Zoology*, 74 (6), 798-822.

- Turner, S. (2013). Superorganisms and Superindividuality: the emergence of individuality in a social insect assemblage. In F. Bouchard, & P. Huneman, *From Groups to Individuals. Evolution and Emerging Individuality* (pp. 219-241 pp). Cambridge, MA: MIT Press.
- Vallejo-Marín, M., et al. (2009). Division of labour within flowers: heteranthery, a floral strategy to reconcile contrasting pollen fates. *J Evol Biol.* , 22 (4), 828-839.
- van Baalen, M., & Huneman, P. (2014). Organisms as Ecosystems/Ecosystems as Organisms. *Biol Theory* , 9 (4), 357-360.
- Van den Berg, H. (2014). *Kant on Proper Science. Biology in the Critical Philosophy and the Opus postumum*. Dordrecht: Springer.
- van Inwagen, P. (1990). *Material Beings*. Ithaca, NY: Cornell Univ. Press.
- Van Regenmortel, M. (2003). Viruses are real, virus species are man-made, taxonomic constructions. *Arch Virol* , 148, 2481-2488.
- van Valen, L. (1976). Ecological Species, Multispecies, and Oaks. *Taxon*, 25(2/3), 233-239.
- Varghese, N., et al. (2015). Microbial species delineation using whole genome sequences. *Nucleic Acid Research* , 43 (14), 6761-6771.
- Veblen, T., Kitzberger, T., & Villalba, R. (2005). Nuevos paradigmas en ecología y su influencia sobre el conocimiento de la dinámica de los bosques del sur de Argentina y Chile. In J. Goya, J. Frangi, & M. Arturi, *Ecología y manejo de los bosques de Argentina: Investigación en bosques nativos de Argentina*. La Plata: Univ. Nal. de la Plata.
- Venkatachalam, L., Sampath, A., & Bais, H. (2012). The ecological significance of Plant-associated biofilms. En G. Lear, & G. Lewis, *Microbial biofilms* (págs. 43-60). Norfolk, U.K.: Caister Academic Press.
- Visscher, K. (1996). Reproductive conflict in honey bees: a stalemate of worker egg-laying and policing. *Behav Ecol Sociobiol* , 39 (4), 237-244.
- von Frisch, K. (1973). Decoding the Language of the Bee. *Nobel Lecture, December 12, 1973*, (pp. 76-87).
- Vu, B., et al. (2009). Bacterial extracellular polysaccharides involved in biofilm formation. *Molecules* (14), 2535-2554.
- Williams, G. (1992). *Natural Selection. Domains, Levels and Challenges*. New York: Oxford Univ. Press.
- Wilkins, J. S. (2006). Summary of 26 species concepts. *Reports of NCSE* 26 (4).
- Wilkins, J. S. (2009). *Defining Species. A sourcebook from Antiquity to Today*. New York: Peter Lang.
- Wilkins, J. S. (2010). *Species. A History of the Idea*. Berkeley, CA: Univ. of California Press.
- Wilkins, J. S. (2011). Philosophically speaking, how many species concepts are there? *Zootaxa* , 2765, 58-30.
- Wilson, D., & Sober, E. (1989). Reviving the Superorganism. *J. Theor. Biol* (136), 337-356.
- Wilson, E. (1994). *La diversidad de la vida*. Barcelona: Crítica.
- Wilson, J. (1999). *Biological Individuality. The identity and persistence of Living Entities*. New York: Cambridge Univ. Press.
- Wilson, J. (2000). Ontological Butchery: Organism concepts and biological generalizations. *Philosophy of Science* (67), S301-S311.

- Wimpenny, J. (2000). An overview of biofilm as functional communities. En D. Allison, P. Gilbert, H. Lappin-Scott, & M. Wilson, *Community structure and co-operation in biofilms* (págs. 1-24). Cambridge, U.K.: Society for General Microbiology.
- Wolfe, C. (2010). Do organisms have an ontological status? *Hist. Phil. Life Sci.* , 32 (2/3), 195-231.
- Worrall, J., Sullivan, K., Harrington, T. S., & Steimel, J. (2004). Incidence, host relations and population structure of *Armillaria ostoyae* in Colorado campgrounds. *Forest Ecology and Management* (192), 191-206.
- Xu, J., & Gordon, J. (2003). Honor the symbionts. *PNAS* , 100 (18), 10452-10459.
- Xu, Z., & Knight, R. (2015). Dietary effects on human gut microbiome diversity. *Br. J. Nutr* , 113 (Suppl 0), S1-S5.
- Zadrobílková, E., Walker, G., & Čepička, I. (2015). Morphological and molecular evidence support a close relationship between the free-living Archamoebae *Mastigella* and *Pelomyxa*. *Protist* , 166, 14-41.
- Zammito, J. (2006). Teleology then and now: the question of Kant's relevance for contemporary controversies over function in biology. *Stud. Hist. Phil. Biol. & Biomed. Sci* , 37, 748-770.
- Zilber-Rosenberg, I., & Rosenberg, E. (2008). Role of microorganisms in the evolution of animals and plants: the hologenome theory of evolution. *FEMS Microbiol Rev* (32), 723-735.
- Zook, D. (2002). Prioritizing symbiosis to sustain biodiversity: Are symbionts keystone species? En J. Seckbach, *Symbiosis: Mechanisms and Models Systems* (págs. 5-12). Dordrecht: Kluwer Academic Press.