
EL CORRELATO ECOLÓGICO DEL SEMAFORONTE

GUSTAVO CAPONI

ABSTRACT. THE ECOLOGICAL CORRELATE OF THE SEMAPHORONT

The biological world involves two hierarchies: the systemic and the genealogical, which have their intersection point at the individual living being. The semaphoront of the genealogical hierarchy would have its correlate, or equivalent, in the organism of the systemic hierarchy, and that would be the place where both orders mesh. However, the idea that the organism is always the systemic correlate of the exemplar, or the semaphoront of systematics, is an oversimplification. The current discussion concerning biological individuality shows that what is commonly understood as "organism" is just a form, or level, of individuation that is far from occurring in all biological lineages. In such sense, the idea of a Darwinian individual in the first grade, which I shall to explain here, defines the point of intersection between both hierarchies with greater precision and generality than the mere notion of organism. Such intersection point is located at the ecological level, where the struggle for life occurs.

KEY WORDS. Biological individual, Darwinian individual, organism, semaphoront, exemplar, systematics, biological hierarquies.

En la biología contemporánea, conforme Niles Eldredge (1985, p. 166) y Stanley Salthe (1985, p. 191) lo mostraron, el mobiliario del mundo viviente se despliega en dos jerarquías¹ (véase el cuadro incluido al final del texto). Una de ellas es una jerarquía de sistemas que se integran en una escala de complejidad creciente: por eso la llamo jerarquía sistémica (cf. Caponi, 2012a). Sus elementos más simples son las moléculas de las que se componen los seres vivos, y sus elementos más complejos serían los diferentes ecosistemas o, en todo caso, la propia biosfera que los integra. Entre esos dos extremos, siguiendo esa misma dirección de complejidad creciente, tendríamos a las organelas de las células, a las propias células, a los tejidos, a los órganos, a los sistemas de órganos, a los seres vivos individuales; y a partir de ahí vendrían las poblaciones y las comunidades ecológicas que esas poblaciones integran. La otra, la jerarquía filogenética, es básicamente

CNPq // Departamento de Filosofía, Universidade Federal de Santa Catarina, Brasil. /
gustavoandrescaponi@gmail.com

una jerarquía de taxones, los cuales, en la biología actual, son pensados como linajes. Por eso se dice que es una jerarquía genealógica. Sus elementos más simples no son taxones, o linajes, sino que son los vivientes individuales que reconocemos como ejemplares y como portadores de los caracteres de dichos taxones (cf. Caponi, 2012a, p. 265). A partir de ese extremo inferior, la jerarquía trepa del deme hasta el superreino, y pasa por subespecies, especies, géneros, familias, órdenes, divisiones, clases, filos, etc. (cf. Caponi, 2016, p. 59).

Asumo que al afirmar que el viviente individual es el elemento más simple de esa jerarquía filogenética, voy en contra de lo que el propio Eldredge (1985, pp. 144-8) afirma al respecto. Según él, dichos elementos serían los cromosomas y los genes. Yo, en cambio, prefiero atenerme a la posición del propio Willi Hennig. Para éste, “el último elemento” de las clasificaciones biológicas era el viviente individual considerado como ejemplar de un taxón y eventualmente como portador de los caracteres de dicho taxón, es decir, como su “semaforonte” (Hennig, 1968, p. 7). Creo que eso debe considerarse a la hora de caracterizar la jerarquía genealógica. Aunque finalmente terminaré dando algunas razones que podrían servir como justificación parcial de mi rechazo de ese aspecto puntual del modo en que Eldredge entiende la jerarquía genealógica, el problema que aquí habrá de ocuparnos puede plantearse, aunque quizá no resolverse, sin cuestionar esa tesis de Eldredge. Porque, aun pensando que la jerarquía genealógica pueda descender más allá del viviente individual, sigue siendo en el nivel de este último en donde mejor parece poder situarse su punto de encuentro entre el orden sistémico y el orden taxonómico. Lo que yo quiero es precisamente delimitar, lo más claramente posible, ese punto en el cual, efectivamente, ambas jerarquías engranan.

Habitualmente dicho punto de intersección ha sido identificado con el organismo². Las poblaciones ecológicas, se dice, están compuestas de organismos, y éstos, según también se dice, son sistemas de órganos funcionalmente conjugados. El organismo sería, por lo tanto, ese mismo individuo biológico que consideramos como ejemplar, y en ocasiones como semaforonte, de un taxón (Lincoln, et al., 2009, p. 537). Aparentemente, por ahí no habría mucho para discutir. Pero si prestamos atención a la ardua discusión que en este siglo ha suscitado la individuación biológica³ y a sus muchos precedentes⁴, llegamos a la conclusión de que el organismo es una forma, o un nivel, de individuación que está muy lejos de presentarse en todos los linajes biológicos. Por eso, si queremos delimitar con precisión cuál es el correlato sistémico, sobre todo ecológico, del ejemplar filogenético, tenemos que encontrar una noción que nos evite la simplificación de homologar dicho correlato al organismo (cf. Caponi, 2016, p. 54). Creo que la noción de *individuo darwiniano de primer grado*, puede desempeñar esa función: ella, y no propiamente el organismo, sería la contraparte sistémica

del semaforonte, ese portador de caracteres, al que alude la sistemática filogenética.

LA ANFIBOLOGÍA DEL VIVIENTE INDIVIDUAL

El ser vivo individual parece adolecer de una suerte de duplicidad ontológica irremediable: como ejemplar de un taxón, y como semaforonte de los estados de caracteres de dicho taxón él participa en la jerarquía genealógica (Eldredge, 1995, p. 193). Al mismo tiempo, tampoco podemos dejar de considerarlo como un sistema fisiológico integrado por subsistemas, como pueden serlo órganos y tejidos, y también como un subsistema incorporado en una jerarquía de sistemas ecológicos mayores: manadas, poblaciones, comunidades, ecosistemas, biosfera, etc. (Caponi, 2012a, p. 252). He ahí una doble condición que puede confundirnos, pero que, según entiendo, no podemos dejar de aceptar y de considerar (Caponi, 2016, p. 55). Se trata de una doble inscripción tan inevitable como necesaria; sin ella no puede entenderse la interconexión causal que de hecho existe entre el orden de los sistemas y el orden de los linajes. Es decir, sin esta duplicidad no es posible comprender la relación causal entre el orden de las causas próximas, que actúan dentro y sobre los sistemas, y el orden de las causas últimas, que actúan dentro y sobre los linajes (cf. Caponi, 2013a, pp. 202-3).

El ser vivo individual, podríamos incluso decir, funciona como una suerte de glándula pineal que conecta la *res* genealógica y la *res* sistémica, y esa condición mediadora es crucial para entender que los procesos ecológicos y ontogenéticos puedan impactar en el plano de los linajes. Son los seres vivientes individuales que, persistiendo en su tozuda e insistente reproducción, ponen a los linajes en marcha, y hacen entrar en contacto, en interacción, con el orden de los *sistemas ecológicos* (Eldredge: 1985, p. 166; 1995, p. 186). Son ellos, los seres vivientes individuales que luchan por vivir y reproducirse, los que ligan la suerte de los taxones a las exigencias ecológicas (Hull, 1987, p. 170). Es también en el nivel del viviente individual en donde surgen las coerciones que la ontogenia le impone a la filogenia. Las coerciones ontogenéticas, hoy destacadas por la *evo-devo*, son también un punto de contacto entre el orden de los sistemas orgánicos y el orden de los linajes evolutivos. Por eso esas coerciones no pueden dejar de ser consideradas como *causas últimas* cuya existencia, como ocurre con todas las otras causas últimas, también presupone la existencia de la *causalidad próxima* (Caponi, 2012b, p. 111).

Sé, por supuesto, que, desde cierto punto de vista, de hecho ajeno a toda la discusión actual sobre la individualidad biológica, se me podría cuestionar la propia dualidad que aquí estoy dando por establecida. Ella podría parecer artificial. Yo estaría proponiendo una anfibología que no existe, para luego intentar resolver los problemas que esa invención plantea. El

ser vivo individual, se me podría decir, es uno; aunque se lo pueda considerar desde los puntos de vista fisiológico, ecológico y filogenético, insertándolo así en distintas jerarquías. Objeción a la cual, en última instancia, yo no tendría nada que responder. Si hablo de una ‘duplicidad ontológica’ del viviente individual, es porque por ‘ontología’ entiendo la manera en que el mobiliario del mundo es visto según diferentes marcos o perspectivas teóricas, y porque en el caso de la biología ese mobiliario es pensado según dos jerarquías diferentes; cada una de las cuales contempla, a su manera, a ese viviente individual. De lo que se trata, por lo tanto, es de entender cómo se articula y cómo opera ese doble registro conceptual; esa inserción simultánea en dos inventarios diferentes del mobiliario del mundo biológico que no pueden tratarse como opuestos o alternativos, sino como mutuamente conjugados y complementarios.

Además, la dualidad entre el semaforonte filogenético y eso que estoy caracterizando como su correlato en la jerarquía de sistemas que va de la molécula a la biósfera, ya está implícita en los *Elementos de sistemática filogenética* (Hennig, 1968). Aludo, precisamente, a la forma en que Hennig (1968, pp. 7-8) explica esa noción de *semaforonte*. Lo hace en el contexto de una discusión sobre la variedad de los posibles sistemas taxonómicos en los que puede ser clasificado un ser vivo, y sobre las distintas atribuciones taxonómicas de las que podría ser objeto, conforme se lo ve, en distintas fases de su ontogenia y según el encuadre de distintos sistemas de clasificación. Hennig (1968, p. 6) sabía que la sistemática filogenética no era la única clasificación posible de los seres vivos; también era dable pensar en taxonomías ecológicas, fisiológicas, morfológicas, etc. A diferencia de lo que ocurría con la sistemática filogenética, en todos esos otros marcos taxonómicos posibles, un individuo de una misma especie podía ser clasificado de forma distinta, según se considerasen diferentes fases de su desarrollo.

“En sentido estricto”, decía Hennig (1968, p. 7), “un mismo individuo, en las diferentes etapas de su existencia, ocupará lugares distintos en la mayoría de los sistemas”. Eso, “que a primera vista parece ser algo extraño, se comprende fácilmente mediante un sencillo ejemplo: la larva del melolontido” (Hennig, 1968, p. 7). *Melolonthidae* es una subfamilia de escarabajos que incluye varios géneros y especies (cf. Morón, et al., 2014, pp. 298-9); y cuya clasificación ecológica, conforme se percibe claramente en todos los seres vivos que atraviesan metamorfosis como las de la rana, irá variando en las distintas etapas de ese proceso. La larva de esos coleópteros, lo dice Hennig (1968, p. 8) con toda claridad:

Se ubicará en un sistema ecológico, en un lugar completamente distinto al que ocupará el melolontido sexualmente maduro. En un sistema de ese tipo la larva estará más relacionada con otros animales habitantes del suelo que se alimen-

ten de raíces, que con la última etapa de su desarrollo, el melolóntido adulto. Pero el adulto, a su vez, estará más estrechamente relacionado con otros animales (que vuelen, que se alimenten de hojas, etc.).

Eso, subraya Hennig (1968, p.8), no sólo vale para una clasificación ecológica; vale “para la mayor parte de los posibles sistemas fisiológicos y morfológicos”. De ahí, incluso, el privilegio que debe concedérsele a la sistemática filogenética: dado el marco teórico de la biología actual, ella es la única clasificación que no es *ontogenéticamente relativa*. En una taxonomía ecológica, catalogar distinto a la larva y al adulto de *Galofa pizarro* no tiene nada de problemático, o de paradójico. Por el contrario, la función de esa taxonomía ecológica sería, precisamente, la de ayudarnos a conceptualizar la secuencia de nichos ecológicos por la que puede atravesar un ser vivo a lo largo de su ciclo vital. En cambio, al querer mostrarnos las relaciones de filiación que existen entre los distintos taxones, el sistema filogenético debe excluir esa relatividad: dado cualquier ser vivo individual, esas relaciones son siempre las mismas, independientemente de la fase de la ontogenia que consideremos. Un ejemplar de *Galofa pizarro* será siempre catalogado como miembro de esa especie perteneciente a uno de los géneros del grupo *Melolonthidae* (cf. Morón, et al., 2014, p. 299), cualquiera que sea la etapa de la metamorfosis en la que lo consideremos. Al referirse a la metamorfosis de la rana, Étienne Geoffroy Saint-Hilaire (1833, p. 82) decía que en ese proceso ocurría un pasaje del tipo ictiológico, que llamamos renacuajo, al tipo reptil que llamamos rana, pero ahí se estaba presuponiendo una taxonomía morfológica, no una taxonomía filogenética.

Es decir, ahí estaba en juego una tipología bajo cuya consideración el renacuajo y la rana adulta presentaban configuraciones de forma que llevaban a considerarlos como casos, o ejemplos, de dos tipos morfológicos diferentes. Ocurre algo análogo en el caso del melolóntido citado por Hennig. Las sucesivas etapas de la ontogenia de esos coleópteros representaban casos de diferentes modos de inserción en la *economía natural*; modos que podían pensarse como tipos de una taxonomía ecológica. Ese no es el caso de la sistemática filogenética: los taxones que ella distingue no son clases naturales definidas por un conjunto más o menos rígido de propiedades; se trata, precisamente, de linajes entendidos como entidades individuales⁵. Allí, los atributos considerados en la diferenciación e identificación de los taxones no funcionan como notas definitorias, sino como caracteres diagnósticos para identificar relaciones de filiación que son totalmente independientes de las diferentes etapas de cualquier ontogenia (cf. Panchen, 1992, p. 343; Sober 1993, p. 148). La filiación de la larva de *Galofa pizarro* es la misma que la de la forma adulta, y por eso, pese a sus cambios morfológicos y ecológicos, ella siempre se inscribe en el mismo

grupo dentro de la subfamilia *Melolonthidae*. Ello vale lo mismo para las ranas y para cualquier otro ser vivo.

Pese a no ser *ontogenéticamente relativa* en lo que concierne a la propia atribución taxonómica, la sistemática filogenética sí supone cierto grado de elasticidad en lo que concierne a la fase de la ontogenia que va a considerarse como portadora de los caracteres diagnósticos, nunca definitorios, a ser tenidos en cuenta para dicha atribución. Cuando se busquen las apomorfias que nos permitan especificar o afinar la clasificación, se tenderá a preferir caracteres exhibidos por fases más avanzadas de la ontogenia, que son las más diferenciadas desde el punto de vista morfológico. Pero si la clasificación quiere moverse en el sentido inverso, hacia los órdenes taxonómicos más abarcadores, puede ocurrir que las plesiomorfias que permitan ese movimiento se muestren con mayor nitidez en alguna etapa inicial de la ontogenia. Es por eso que Hennig (1968, p. 8) afirma que el semaforonte, ese portador de los caracteres diagnósticos que es el elemento básico de la sistemática filogenética, “no es el organismo vivo o el individuo (con menos razón aun la especie), sino únicamente el organismo tal como aparece en un instante determinado o, más correctamente, tal como se observa en un lapso infinitamente pequeño de su vida”. El semaforonte es una foto que sacamos de una etapa de la ontogenia; una foto que exhibe estados de caracteres que resultan significativos para establecer relaciones de filiación.

AVATARES Y LINAJES

El problema está en determinar de una forma lo suficientemente general, válida para todos los linajes de seres vivos, qué es que esa foto debe registrar. Debe quedar claro que si nos limitamos a decir que esa foto debería registrar una fase de una ontogenia que resulte significativa en términos de caracteres diagnósticos, nuestra respuesta sería correcta pero insuficiente. Si se supone, como es obvio que Hennig estaba suponiendo, que esa ontogenia es siempre la ontogenia de un organismo, se podría llegar a la conclusión de que en muchos linajes no habría nada para fotografiar. En muchos linajes no habría un correlato viviente del semaforonte, un correlato bien definido, cuyas fases ontogenéticas pudiesen ser consideradas como momentos en el desarrollo de un verdadero organismo. Es decir, como etapas en la configuración de un sistema metabólicamente autónomo, y funcionalmente integrado, cuyos límites con relación al entorno están bien delineados, como sí ocurre en el caso de las ranas, de los escarabajos, y de los perros.

Claro, en línea con la objeción de la artificialidad de mi planteo, se me podría también cuestionar sobre su pertinencia. Al fin y al cabo, se me podría decir, no sólo el semaforonte carece de un correlato claro en la

jerarquía que va de la molécula al ecosistema; eso también ocurre con los propios órdenes taxonómicos, desde la especie hasta el reino. Ninguno de ellos parecería tener un correlato claro en la jerarquía sistémica (cf. Caponi, 2012a, p.248). Eso, se podría incluso argüir, ya lo habría reconocido el propio Eldredge (1985, p.158-9) cuando dijo:

Salvo que una especie se restrinja a una única población, es imposible ir a la naturaleza, escoger una especie, y verla como un interactor en el plano ecológico. Por eso, desde el punto de vista económico, las especies parecen ser demasiado difusas como para desempeñar un rol particular. En un sentido puramente ecológico, económico, energético, las especies no existen.

La razón de eso es relativamente fácil de explicar:

Las especies no pueden ser miembros de un ecosistema local simplemente porque, típicamente, ellas están compuestas de múltiples poblaciones cuasi-independientes. Esas poblaciones locales están poco conectadas entre sí y se encuentran integradas en diferentes ecosistemas locales. El coyote norteamericano, *Canis latrans*, es un predador superior en los desiertos del sudoeste de los Estados Unidos, donde él depreda roedores, liebres, y otros miembros menores de la fauna de esa región. En el noreste de los Estados Unidos, los coyotes son habitantes del bosque, que comen pequeñas presas (capturando ocasionalmente algún ciervo de cola blanca), pero esas presas son de especies completamente diferentes a las cazadas por sus parientes de los desiertos del sudoeste (Eldredge, 1995, p.188).

Fue al atender a esa *diseminación* geográfica y ecológica de las especies que Hennig (1968, p.112) dijo que era “dudoso que se pueda considerar a las especies en el seno de su medio ambiente como unidades de acción”. Lo que ahí sí es una *unidad de acción* es la población: el ‘avatar’ de una especie que encontramos integrado en una comunidad ecológica particular (Damuth, 1985. p.1137; Eldredge, 1995, p.186). Por eso, si en la jerarquía de sistemas —que Eldredge (1985. p.139; 1995. p.179) también caracteriza como económica— emprendemos un proceso de análisis que descienda desde el ecosistema hacia sus componentes más simples; después de pasar por la comunidad no pasaremos por la especie sino por la población en el sentido ecológico del término: el avatar. Justo en ese descenso analítico es que, a primera vista, también tendríamos que llegar, en un paso subsecuente, a los vivientes individuales que integrarían dicha población o avatar. Esa *diseminación* geográfica y ecológica es mucho más clara en los taxones superiores; géneros y familias tampoco se refieren a nada que pueda operar causalmente en el funcionamiento de un ecosistema, aunque sí puedan evolucionar, diversificándose, o extinguirse como resultado de la extinción de todos sus avatares.

Aunque Hennig, Eldredge y Damuth tienen plena razón al afirmar que los taxones no tienen existencia ecológica, y es precisamente por eso que revistan en la jerarquía de los linajes y no en la jerarquía de los sistemas (Caponi, 2011, pp. 29-30); eso no implica decir que la especie, y los demás taxones, no tengan un correlato ecológico claro; esos correlatos son, precisamente, los avatares y los individuos que adscribimos a los diferentes taxones. Cada especie encuentra sus correlatos en los avatares e individuos que a ella adscribimos, y un género encuentra su correlato ecológico en la suma de los avatares que son correlatos de las especies que él incorpora. Vale lo mismo para cada orden taxonómico con relación a los órdenes que él pueda incorporar, y puede también decirse que, dentro de cada especie, es todavía posible distinguir sublinajes más restrictos —como subespecies y variedades— cuyo correlato sistémico serían las poblaciones, los avatares de alguna especie particular, que a ellos cupiese adscribir.

La unidad genealógica más simple, el *deme* (Eldredge, 1985, p. 88), la población en sentido evolutivo, tendría como correlato sistémico a un único avatar (Eldredge, 1985, p. 116 n4). Pese a que esto pueda venir a merecer una discusión un poco mayor, suscitada por el propio problema de la identificación del correlato ecológico del semaforonte, puede decirse que allí, en la población, conceptualizable, ora como avatar ora como deme, encontramos otro punto de engrane, de acoplamiento, entre el orden genealógico y el orden ecológico (Eldredge, 1995, p. 194). Puede decirse, entonces, que aunque comunidades, ecosistemas, y biosfera no tengan contraparte genealógica, aun así todos los órdenes taxonómicos tienen, o tuvieron, su correlato ecológico. En última instancia, todos los órdenes taxonómicos aluden a poblaciones ecológicas que guardan entre ellas ciertas relaciones de filiación que podrán ser más o menos estrechas ⁶. Es decir, las poblaciones, entendidas como componentes de comunidades y de sistemas ecológicos, aparecen, nítidamente, como correlato sistémico de todo y cualquier orden taxonómico que queramos considerar.

Hecho, este último, que no deja ser una obviedad. Sin una población que lo encarne —de ahí la palabra ‘avatar’— nadie admitiría la existencia de un taxón. Una vez que hay ese avatar, él mismo se torna suficiente para sostener la existencia de cualquier taxón, del orden que sea, al cual quepa atribuir la especie que él encarna. Si una manada de *Mus musculus* se llegase a transformar en la única forma animal que sobrevive a una hecatombe planetaria, ese último avatar de la especie sería también el correlato sistémico único de *Mammalia*, de *Vertebrata*, y de *Animalia*. Y su existencia mantendría a esos taxones dentro de la lista de los taxones extantes (cf. Caponi, 2012a, p. 247). Dicho de otro modo, aunque las entidades del orden sistémico no precisen correlato taxonómico para poder existir, piénsese en la molécula o en el ecosistema; las entidades del orden genealógico no parecen pensables sin su correlato sistémico.

Es más, lo que vale para los órdenes taxonómicos superiores también se puede aplicar para esas nociones taxonómicamente mixtas, que son las de *fauna* y *flora*. La fauna de una región estaría integrada por todas las especies de animales que encuentran un avatar en dicha región, y algo semejante ocurriría con la noción de *flora*. 'Flora' y 'fauna', para decirlo de otro modo, no designan realidades ecológicas. Las realidades ecológicas son los distintos avatares de las diferentes especies que están integrados en los ecosistemas, o en el ecosistema, de una región. 'Flora' y 'fauna' son agrupamientos de taxones que no son, ellos mismos, taxones, pero que, al igual que los taxones, tampoco carecen de un correlato ecológico, aunque este último sea taxonómicamente múltiple.

No es fácilmente aceptable, en este sentido, que el semaforonte sea el único elemento de la jerarquía filogenética que carezca de un correlato sistémico definido. Sobre todo porque en muchos casos ya reconocemos que ese correlato existe: en los linajes donde podemos hablar de organismos ese punto de acople entre las dos jerarquías parece darse con toda claridad. Allí, en alguna etapa de su ontogenia, ese organismo exhibirá los estados de carácter que consideramos como diagnósticos del taxón del cual lo consideramos un ejemplar. Además, resignarse a conceder que hay taxones en los que no hay nada que sea correlato de ese semaforonte, equivaldría a aceptar que hay linajes cuyos caracteres no son exhibidos por ninguna entidad inscrita en el orden de los sistemas. Ello es así porque si queremos encontrar un correlato sistémico de un carácter, tendremos que buscarlo en alguna configuración morfológica, en alguna particularidad fisiológica o etológica que lo exhiba. Y esa configuración o particularidad debe poder ser atribuida a alguna entidad definida. Ese sería el correlato sistémico del semaforonte cuyos contornos más generales quiero delinear.

AMEBAS, TAPETES MICROBIANOS Y VERTEBRADOS⁷

Si todos los seres vivos fuesen máquinas autopoieticas como las células o como los animales fisiológicamente más complejos (cf. Maturana & Varela, 1994), el problema que estoy planteando no se suscitaría. En ese caso diríamos que un ser vivo individual es un sistema que se individualiza a sí mismo produciendo y sustentando, permanentemente, su diferencia, su autonomía con relación al entorno, y propondríamos a ese individuo como correlato del semaforonte y del ejemplar. Pero eso nos plantearía dos dificultades que están indisolublemente vinculadas. La primera tiene que ver con el hecho de que aquello que solemos entender por *organismo* sea una forma, o un nivel, de individuación que está muy lejos de presentarse en todas las especies biológicas (Pradeu, 2014, p. 79). La segunda, que es la que más complica la identificación del correlato sistémico del semafo-

ronte, tiene que ver con el hecho de que existen asociaciones biológicas que presentan algunas de las características que vinculamos con la noción de organismo, pero son *filogenéticamente mixtas*: están constituidas por componentes atribuibles a diferentes taxones biológicos. Tal es el caso de los líquenes (cf. Hawksworth, 1989) y de otras formas de simbiosis algunos tapetes microbianos ⁸ (cf. Ereshefsky & Pedroso, 2013), o los holobiontes ⁹ (cf. Booth & Doolittle, 2017):

Los organismos unicelulares, que consideramos el ejemplo prototípico de sistema autónomo, se juntan formando agregados temporarios de bacterias, de colonias, de tapetes microbianos, y también ensambles celulares procarióticos y eucarióticos. A su vez, las células eucariotas surgen de asociaciones simbióticas de células procariotas y finalmente agregados coloniales o asociaciones más integradas que establecen agrupamientos de sistemas multicelulares con diferente grado de cohesión. Todas esas asociaciones tienden a ocupar nuevos nichos y a incrementar las chances de supervivencia tanto de las unidades componentes como de las propias asociaciones como un todo. En algunos casos, ellas hasta parecen comportarse como organismos individuales (Moreno & Mossio, 2015, p. 141).

En efecto, entre esos dos extremos que son los organismos unicelulares y aquellos organismos multicelulares como los artrópodos o los vertebrados, existe toda una compleja gradación, producida evolutivamente ¹⁰ (Michod, 1999, p. 6), de seres cuya individualidad, en particular su condición de organismos, no se presenta con esa nitidez que tiene en los dos extremos del arco (Moreno, et al., 2014, p. 852; Moreno & Mossio, 2015, p. 141). Hablo de ‘los dos extremos del arco’ porque quiero subrayar que se trata de una serie de transiciones que arranca en esos individuos paradigmáticos que son los organismos celulares (Moreno & Mossio, 2015, p. 141). A partir de ese punto de arranque, cuya explicación debe encontrarse en procesos prebióticos (Moreno & Mossio, 2015, p. 123; Ruiz-Mirazo, 2017, p. 3) y por la mediación de renunciaciones progresivas a la autonomía funcional y reproductiva de esas formas orgánicas individuales iniciales (West, et al., 2015, p. 101-12), se va dando lugar a sistemas pluricelulares complejos que, en muchos casos, también parecen merecer ser considerados como organismos. Más allá de las dificultades que conlleve dar una definición de ese concepto que pueda servir como clave para distinguir “genuinos organismos multicelulares de otras formas de sistemas celulares cohesivos” (Moreno & Mossio, 2015, p. 141).

En algún sentido, la tesis de Julian Huxley (1961[1912]) según la cual la individualidad es un producto de la evolución (Godfrey-Smith, 2014, p. 67), parece perder de vista que la ocurrencia de la selección natural supone la previa existencia de formas con alguna autonomía organizacional, con capacidad de replicación, y en las que se dé alguna forma de herencia

(Moreno & Mossio, 2015, p. 124). Es decir, la individualidad propia de los organismos, conforme ella aparece en los unicelulares, ya es un presupuesto de todo el proceso evolutivo, y ella también es el elemento fundamental de todas las estructuras resultantes de ese proceso. Lo que sí sería un producto de la evolución, es la individualidad de los sistemas pluricelulares. Eso es lo más problemático en lo que atañe a los conceptos de *individuo biológico* y de *organismo*: la configuración de organizaciones más complejas a partir de formas orgánicas más simples que se asocian perdiendo, en mayor o menor grado, su propia individualidad. En efecto:

El mundo biológico está repleto de ejemplos de agrupamientos celulares o comunidades de células, como tapetes microbianos, moldes de limo, líquenes, esponjas, hongos limosos, plantas clonales e invertebrados coloniales, que pueden presentar algunas de las características propias de un organismo, pero no todas. En muchos casos, esos sistemas multicelulares están en la frontera entre el comportamiento orgánico y el colonial, o entre las relaciones orgánicas y las simbióticas. Por eso es difícil determinar si ellos deben ser considerados organismos, partes de organismos o grupos de organismos. (Moreno & Mossio, 2015, p. 141).

De este modo, “asumiendo que las entidades unicelulares son organismos”, cabe todavía preguntarse: “¿qué tipos de sistemas multicelulares satisfacen requerimientos equivalentes y pueden ser entonces considerados como organismos?” (Moreno & Mossio, 2015, p. 141) y, pese a que “los sistemas multicelulares altamente evolucionados” suelen ser presentados “como organismos típicos” (Moreno & Mossio, 2015, p. 141) —pensemos en un escarabajo o en una rana— lo cierto es que “los organismos multicelulares representan un reto formidable para cualquier tentativa de caracterizarlos o definirlos en términos precisos” (Moreno & Mossio, 2015, p. 141). Además de ese problema relativo a la definición de organismo, hay otra dificultad que tampoco se puede ignorar. El hecho de que la evolución de la complejidad morfológica y funcional proceda por la asociación de estructuras autónomas preexistentes que van cediendo su propia autonomía en beneficio de la integración funcional y de la viabilidad del todo en el que se asocian, obliga a preguntarnos por la adscripción taxonómica de esas estructuras que están negociando su autonomía y también por la adscripción taxonómica del sistema que de ahí resulta.

Pensemos en un sistema pluricelular que ya presente algunas notas de estabilidad, autonomía, y de diferenciación e integración funcional, pero que resulta de la asociación de amebas que reconocemos que son de diferentes especies. Amebas que desempeñan distintas funciones en el sostenimiento de ese sistema que las incorpora, y que como resultado de esa misma especialización funcional, ya han perdido parte de su autonomía fisiológica y ecológica, y sólo pueden subsistir y reproducirse en el

seno de esa asociación que han conformado. De esta, de todos modos, pueden desprenderse fragmentos que resultan viables y van conformando otros sistemas análogos en los cuales también verificamos la existencia de amebas de las mismas especies que aparecen en el sistema inicial. En algún sentido, puede entonces decirse, esas amebas han cedido algo de su individualidad para contribuir a la configuración de un sistema mayor que comienza a mostrar algunas características propias de un organismo. Sin embargo, y según se infiere de la forma en que estoy presentando el ejemplo, aun reconocemos a esas amebas como ejemplares de diferentes especies, lo que supone que en ellas reconocemos estados de caracteres que nos permiten esa adscripción taxonómica.

Las estamos tomando, quiero decir, como semaforotes de sus respectivas especies, aun cuando también estemos considerando que ellas ya no presentan las notas de individualidad propias de un organismo, y que son partes, casi órganos, de un sistema que ya tiene algo de organismo. Las tratamos, todavía, como individuos de distintas especies y, por eso mismo, no pensamos que la estructura que las aglutina pueda considerarse como ejemplar de una entidad taxonómica específica. Así, aunque no tengamos un concepto claro de organismo que nos permita decidir si esas amebas todavía lo son, o si su asociación ya lo es o va en vías de serlo, y en qué medida o grado eso es así. Pese a eso, todavía parecemos tener una noción, vaga e implícita, que nos permitiría seguir hablando, en casos como éste, de distintas especies de protozoos y no de una única especie de metazoo. Casos, quiero decir, en donde la autonomía está siendo resignada en función de la integración de un todo mayor y en donde, por consiguiente, los semaforotes de las especies que estamos distinguiendo en la configuración de esos cuasi-organismos, remiten a estructuras que ya no parecen merecer el rótulo de organismos. Creo que esa noción, que nos permite entrever el correlato de un semaforote en algo que puede no ser un organismo, merece ser elucidada, con independencia, incluso, de una elucidación cabal y plenamente satisfactoria, de la propia noción de *organismo*.

Aunque Thomas Pradeu (2012) pudiese tener razón al decir que la clave de la individualidad fisiológica de los organismos complejos está en la posesión de un sistema inmunológico (cf. Haber, 2014), sería muy difícil pensar que esa individualidad, inmunológicamente definida, pudiese ser una cuestión de toda o nada (cf. Gilbert & Tauber, 2016) y pudiese ser igualmente aplicada en todos los órdenes taxonómicos (cf. Clarke 2012, p. 338). En realidad, sea cual sea la clave a la que recurramos para definir la individualidad y la autonomía organizacional propia de lo que consideremos un genuino organismo, en esa heterogénea variedad de agrupamientos celulares a la que aluden Moreno y Mossio, siempre encontraremos grados diferentes de individuación fisiológica. Grados que podrán ser

considerados como cesiones de autonomía, más o menos incipientes, más o menos acentuadas, y que consideraremos como pasos en la dirección de agrupamientos celulares mayores y más complejos.

Agrupamientos que, a su vez, también podrán presentar grados mayores o menores de organicidad: grados más o menos marcados de integración y de diferenciación funcional. Situación ésa, que forzosamente nos pone ante la cuestión de determinar hasta dónde, y en cuál dirección, debe avanzar esa cesión de la autonomía para que, como consecuencia de dicha progresión, dejemos de hablar de individuos de especies diferentes y nos consideremos ante la aparición de un organismo de una nueva especie resultante de lo que Margulis (1992) llamaría 'simbiogénesis' (cf. Salgado & Arcucci, 2016, p. 247). Cuando eso ocurra la estructura cedente ya no podrá ser considerada como correlato del semaforonte; sólo será una estructura, un órgano, de un individuo al cual habrá que buscarle una inserción taxonómica. Es decir, un individuo al cual se podrá considerar como ejemplar de un taxón.

INDIVIDUOS DARWINIANOS DE PRIMER GRADO

Los ejemplos de individualidad dudosa no se limitan a esas asociaciones de organismos unicelulares. También podrían considerarse organismos pluricelulares que forman colonias, como los pólipos (cf. Godfrey-Smith, 2009, p. 73; Pradeu, 2014, p. 81) e incluso a los insectos eusociales (Pradeu, 2014, p. 81). En este último caso, nos encontramos con genuinos organismos individuales que están integrados en lo que suele caracterizarse como un superorganismo ¹¹. Éste no sólo actúa de una forma muy integrada en lo que atañe a su interacción con el ambiente, sino que también actúa como una unidad en lo que atañe a su reproducción. En tales circunstancias, el problema de la atribución taxonómica no llega a plantearse, como sí puede llegar a plantearse en el caso de esas simbiosis que son indispensables para los simbiositos en ella involucrados (cf. Godfrey-Smith, 2009, p. 77; Pradeu, 2014, p. 81). Pensemos, en el caso de un líquen; allí tenemos una entidad que opera como un interactor ecológico individual y que por su metabolismo altamente integrado también puede ser considerado como un organismo (cf. Godfrey-Smith: 2009, p. 73; 2013, p. 29; 2014, p. 68). Pero nosotros sabemos que está compuesto por individuos de distintas especies, y así lo consideramos. Adscribimos cada uno de esos individuos a taxones diferentes, y los tratamos como ejemplares de dos taxones distintos. Que es lo mismo que decir que ahí tenemos un organismo compuesto por partes que también pueden ser vistas como individuos de linajes diferentes y como correlatos de los semaforontes de dos taxones diferentes.

La cuestión, sin embargo, está en establecer bajo qué criterio nos permitimos seguir hablando de dos simbiositos, de distintas especies, y no de

un individuo de una única especie formada por simbiogénesis. La salida de ese intringulis es lo que puede llevarnos a encontrar una clave para mejor delimitar el correlato ecológico del semaforonte y a identificar el punto de encuentro entre las dos jerarquías biológicas. La clave está en la idea de ‘individualidad darwiniana’. Peter Godfrey-Smith (2009) la introdujo en *Darwinian Populations and Natural Selection*, a partir de su definición de *población darwiniana*. Según esta última, esa población darwiniana “es una población —una colección de cosas particulares— que tiene capacidad de someterse a selección natural” (Godfrey-Smith, 2009, p. 6) y es claro que lo que delimita esa clase natural es la noción de *selección natural*, pues no cualquier colección de cosas particulares puede padecerla. Una montaña de granos de arena no puede sufrir selección natural, ni tampoco una manada de mulas abandonada en el desierto, aunque éstas puedan luchar muy bravamente por su vida. Un individuo darwiniano, dice entonces Godfrey-Smith (2009, p. 6), “es cualquier miembro de una población darwiniana”, y en cierto modo se trata de una definición inobjetable.

El problema, sin embargo, está en que adolece de cierta circularidad, porque, como lo acabo de decir, la clase de las poblaciones darwinianas supone saber qué cosas particulares pueden ser objeto de selección natural. Por eso creo que conviene precisar esa noción, y creo que es obvio que el primer requisito a ser satisfecho por esas entidades es el de tener capacidad de reproducirse. Cuestión, ésa, sobre la que cabe hacer algunas consideraciones. Sobre todo para evitar cualquier confusión entre *crecimiento* y *reproducción* (cf. Godfrey-Smith, 2014, pp. 70-2). Aunque no creo que la distinción entre esos dos tipos de proceso sea tan tenue y complicada como Godfrey-Smith (2009, pp. 70; 2014, p. 67) parece suponer.

Para él, la reproducción puede distinguirse del crecimiento en la medida en que en ese proceso puedan detectarse, con mayor o menor claridad, estos tres elementos: la existencia de un cuello de botella en donde la multiplicación celular deba reiniciarse a partir de una única célula; la intervención de células germinales especializadas, y alguna coordinación funcional en la estructura resultante de todo el proceso (cf. Godfrey-Smith: 2009, p. 91-5; 2013, pp. 22-3; 2014, pp. 71-3). No creo que esa yuxtaposición de notas aclare demasiado. Entiendo, entretanto, que hablamos de reproducción, y no de crecimiento, cuando estamos ante una propagación y proliferación de estructuras biológicas cuya viabilidad ecológica y fisiológica tiende a tornarse independiente de su vínculo con la estructura de la cual se originan, al punto de poder llegar a competir con ella, y no sólo con las otras estructuras que de ahí también se deriven. Ítem, este último, que también es un elemento que siempre está presente en los procesos reproductivos.

La multiplicación de las ramas de un olmo, que compiten entre sí por la luz, no es un fenómeno reproductivo, porque esas ramas dependen, a

lo largo de toda su existencia, de las mismas raíces de ese árbol del cual se originaron. Si éste muere, las ramas se mueren. En el caso de un pastizal de trébol blanco, que se propague de forma predominantemente vegetativa por estolones que van generando sus propias raíces, estamos ante un caso reproducción, y algo parecido se podría decir de un juncal que se propaga por rizomas (cf. Bonvissutto, 2011). Al desarrollar sus propias raíces y hojas, los estolones del trébol van generando estructuras que compiten entre sí por luz y por suelo, y esa competencia no deja de afectar a la estructura de la cual cada nuevo estolón se originó. Esa primera estructura, claro, podría perecer sin que eso afecte negativamente a las que de ella se originaron, que ya desarrollaron sus hojas y raíces. Así, cada nodo de esa red que se va propagando por el terreno, tal que él mismo haya desarrollado las condiciones morfológicas y funcionales para poder independizarse de la estructura de la cual se originó y que también sea capaz de generar otras, sea por vía vegetativa o sexual, podrá ser considerado como un individuo pasible de erigirse en correlato del semaforonte de *Trifolium repens*.

Por otro lado, aunque un mamífero siempre precise de algún cuidado maternal sin el cual podría morir, esa dependencia no tiene nada que ver con lo que ocurre entre el olmo y sus ramas. En algún momento, ese mamífero será ecológicamente independiente de su madre y la muerte de ésta le significará la desaparición de un competidor; así es la cosa. Como también podría ocurrir con algún gajo de ese olmo que alguien corte y plante cerca de él. En este caso, lo que era rama, si ‘prende’, si desarrolla raíces, devendrá un competidor no ya de otra rama, sino del propio árbol del cual antes era parte. En cambio, la metamorfosis de un insecto nunca podría ser confundida con alguna forma de reproducción, como sí lo es la mitosis de una bacteria. En el paso de la crisálida a la mariposa, conforme Godfrey-Smith (2014, p. 71) bien lo subrayó, no hay multiplicación de estructuras. Es decir, no hay proliferación de individuos que puedan competir entre sí por los recursos necesarios para sostenerse. Sí podría haber esa proliferación en el caso de una prole múltiple que devore a su propia progenitora, pero ahí ya habría competencia entre los miembros de esa misma prole.

La selección natural supone la ocurrencia de algunas de esas formas de propagación de las estructuras vivas que sean pasibles de ser caracterizadas como formas de reproducción, no como formas de crecimiento. La clave de esa diferencia, como acabamos de ver, está en la competición. Hay reproducción cuando las estructuras que surgen pueden encarar la lucha por la vida con independencia de la estructura de la cual se originaron, al punto de poder beneficiarse por su desaparición. Ser miembro de una manada numerosa es beneficioso para los búfalos individuales. Para los leones no es tan fácil meterse con ellos cuando pastorean en grupo, pues

en la sabana un búfalo solitario no dura mucho tiempo sin ser abatido por esos predadores. Ahora que una vez que la manada es atacada, lo mejor que le puede ocurrir a un búfalo individual es que sea otro el que caiga primero en las garras y fauces de los leones. Eso los mantendrá a quietos durante todo el día, y cada búfalo tendrá un poco más de hierba para comer. El crecimiento de una manada es, por eso, un fenómeno reproductivo.

Pero, para que pueda haber selección natural, no sólo debe existir competencia y suerte desigual en la competencia; es importante que esa suerte dependa de configuraciones de las estructuras sujetas a competición que sean transmisibles a la progenie y que redunden en diferencias de aptitud ecológica. Dicho de otro modo, deben ser diferencias en la eficacia con la cual esas estructuras cumplen con las diferentes funciones ecológicas que deben desempeñar para sobrevivir y para producir descendencia que también sea capaz de reproducirse (cf. Caponi, 2013b, pp. 1102-2). Digamos, entonces, que un individuo darwiniano es un sistema biológico que exhibe estados de caracteres heredables que le permiten interacciones ecológicas tales que le confieran algún grado de éxito reproductivo propio e independiente del que pueden tener los sistemas en los que él está integrado y los sistemas, de su misma jerarquía, con los que él interactúa.

Esa caracterización del individuo darwiniano, que excluye a las mulas, puede servirnos para resolver lo que podría caracterizarse como el *enigma del líquen*: la elucidación del criterio por el cual, en el caso de esos mixtos de alga y hongo, y en otros casos semejantes, seguimos hablando de individuos de dos especies diferentes. Es decir, hablamos de dos individuos que pueden tomarse como correlatos ecológicos de los semaforontes de dos taxones diferentes. Creo que ese criterio ya fue entrevisto por Ellen Clarke (2013; 2016b) cuando sostiene que consideramos que dos sistemas están darwinianamente individuados, uno con relación al otro, en la medida en que los perfiles (de por lo menos uno de ellos) puedan exhibir estados de caracteres que permitan interacciones ecológicas resultantes en algún grado de éxito reproductivo independiente del otro simbiote. Dicho con mayor especificidad, se puede decir que hay dos más simbiotes, y no sólo dos sistemas de órganos propios del correlato fisiológico y ecológico del semaforonte de una única especie originada por simbiogénesis, si y sólo si, alguno de esos simbiotes puede exhibir estados de carácter capaces de incrementar su éxito reproductivo sin necesariamente incrementar el éxito reproductivo del otro. O bien de disminuir el de uno, sin disminuir el del otro.

GRADOS Y MODOS DE LA INDIVIDUALIDAD DARWINIANA

Pensemos, por ejemplo, en una especie de hongo, especializado en una forma de vida simbiótica con cierto tipo de alga, sin la cual ninguno de los

dos puede sobrevivir, e imaginemos que del lado del micobionte de ese líquen aparece una variante cuyas esporas son más eficientes para colonizar a la especie de alga que funciona como fotobionte de esas asociaciones. Si eso ocurre, esa variante de hongo se hará más frecuente que la otra variante, sin que eso implique o exija un cambio o una diferencia correlativa en el alga colonizada. Allí tenemos éxito reproductivo independiente. También lo tendríamos en el caso de una variante de alga que desarrollase una estructura tisular que facilitase su colonización por las esporas de un micobionte que facilite su proliferación. Esa independencia de éxito reproductivo sería más clara aún si se diese el caso de que, en ese hongo, surge una variante cuyas esporas pudiesen colonizar los tejidos de otra especie de alga. Por eso, en casos como esos, seguimos hablando de dos especies diferentes: un alga y un hongo.

Si esa simbiosis se llegara a profundizar al punto de anular esa independencia de éxito reproductivo que aun reconocemos en el hongo de un líquen, entonces pasaremos hablar de la simbiogénesis de una nueva especie cuyo semaforonte encontraría su correlato ecológico en alguna fase de la ontogenia del sistema resultante de esa integración. Si ese post-líquén viniese a existir, la ventaja selectiva que pudiese redundar de cualquier modificación de su estructura o fisiología, sea esa estructura heredada del ancestro hongo o del ancestro alga, implicaría en una ventaja para todo el sistema conformado por esa plena integración de exsimbiontes. Lo que ahí ocurriría sería algo semejante a lo que pudo haber ocurrido en el origen de los protistas (cf. Margulis & Dorion, 1995, p.135). Éstos se habrían originado por la radicalización y estabilización de una endosimbiosis entre bacterias (Godfrey-Smith, 2009, p. 74), y en el caso de los líquenes eso podría darse si, al igual que ocurre con el fotobionte, el micobionte también pierde la capacidad de reproducción sexual independiente. Un líquén en el que eso ocurra, sólo se reproducirá en conjunto y vegetativamente por desprendimientos de su talo. Allí ninguno de los dos elementos podrá tener éxito reproductivo independiente, y si esa radicalización de la asociación resulta sostenible, estaremos ante un caso de simbiogénesis. De hecho, ese pudo ser el origen de las plantas, sólo que su punto de partida habría estado en simbiosis donde el fotobionte era dominante sobre el micobionte (cf. Margulis & Dorion, 1995, p. 190).

No pretendo negar, entretanto, la posibilidad de que puedan existir casos dudosos, casos donde la independencia de éxito reproductivo persista en un grado tan menguado, que sea difícil decidir si estamos ante simbioses o si estamos ante subsistemas de un mismo individuo (cf. Godfrey-Smith, 2009, p. 75). En tales casos, claro, también dudaremos de si estamos o no estamos ante una especie surgida por simbiogénesis. Hay muchos ejemplos, algunos a primera vista problemáticos, en los que ese criterio se aplica con claridad; esa independencia de éxito reproductivo

parece estar presente en el caso de los tapetes microbianos (cf. Nadell, et al., 2009, pp. 218-9; Mitri, et al., 2011, pp. 157-8) y también en los holobiontes (Skillings, 2016, p. 889, Clarke, 2016a, p. 199). Las bacterias de nuestro intestino están sujetas a presiones selectivas que no nos afectan y, en virtud de ellas, hay variantes que pueden ser premiadas con incremento de éxito reproductivo del que sólo ellas se beneficiarán. Por eso, estrictamente hablando, no las consideramos como órganos nuestros, como sí ocurre con la mitocondria, derivada de una cianobacteria, que hoy consideramos como organela de una célula eucariota (cf. Margulis & Dorion, 1995, p. 51). La relación que guardamos con las bacterias de nuestros intestinos es como la que existe entre el fotobionte y el micobionte de un líquen.

Lo que vale para las organelas de una célula, sea cual sea su origen evolutivo, también vale para cualquier subsistema, o parte, de un individuo darwiniano que no pueda reproducirse con independencia de ese sistema que lo integra, y eso no deja de aplicarse a ciertas partes o elementos que operan en la reproducción de dichos individuos, como serían genes y cromosomas. Por eso, y en contra de lo dicho por Eldredge, el elemento más simple de la jerarquía genealógica no es otro que ese ejemplar que puede operar como semaforonte, y no los genes o los cromosomas. Éstos pertenecen al orden de los sistemas, son subsistemas de un nivel inferior al organal, al tisular y al celular, pero, en contra de lo dicho por Godfrey-Smith (2014, p. 76), no son individuos darwinianos. No lo son por la simple razón de que no tienen éxito reproductivo independiente del sistema en el que están integrados, y también porque no son interactores en sentido ecológico. Es más, ni siquiera son interactores ecológicos. Genes y cromosomas no entablan interacciones ecológicas en las cuales se desempeñan con mayor o menor eficiencia. No desempeñan funciones ecológicas; no hay genes o cromosomas consumidores o productores; tampoco depredadores o polinizadores.

Insisto que la nota crucial de la individualidad darwiniana es el éxito reproductivo independiente. Eso que las mulas y los genes nunca podrán tener, aunque sea por razones diferentes. Es con base en eso que puede afirmarse que el correlato ecológico del semaforonte, y del ejemplar, no es otro que el individuo darwiniano más simple, el individuo darwiniano de primer grado, y esa caracterización ya conlleva el reconocimiento de que pueden existir individuos darwinianos de orden superior. Es decir, esos individuos darwinianos más simples pueden estar asociados, y parcialmente subordinados, en mayor o menor medida, a individuos darwinianos de nivel superior, o más complejos. Éstos podrían ser individuos taxonómicamente mixtos, como ocurre en el caso de una simbiosis (cf. Bouchard, 2013), o taxonómicamente simples, o puros, como en el caso de los grupos dentro de las especies gregarias (cf. Hamilton & Fewell, 2013). Que se use la posibilidad de cierto éxito reproductivo independiente como

criterio de individualidad, no implica negar que exista esa selección de grupos que hoy está siendo rehabilitada¹²; ni tampoco implica negar que pueda existir selección de asociaciones simbióticas.

Un caso posible sería el de un líquen cuyo elemento fotobionte, inhibido de la reproducción sexuada, sufre una mutación ventajosa para él mismo pero también para el micobionte y para la simbiosis entre ambos. Dado que esa característica sólo podrá transmitirse por la vía de la reproducción vegetativa, ahí se formaría un linaje de líquenes que tenderá a hacerse más frecuente que aquellos que no posean ese fotobionte alterado. Nótese, sin embargo, que si se da el caso que el micobionte mantiene su capacidad de reproducirse sexualmente, ese líquen no se transformará en una nueva especie. Ahí no habrá simbiogénesis. Y si no la hay, en la jerarquía genealógica ambos simbioses seguirán siendo adscritos a distintas especies; cada una de ellas adscrita, a su vez, a distintos taxones de orden superior. Por eso, aunque la selección natural pueda generar divergencias entre los líquenes, premiando diferentes variantes en el elemento fotobionte en virtud de las exigencias y oportunidades de diferentes nichos ecológicos, eso no tendrá un correlato unificado en el orden filogenético; allí seguiremos teniendo dos especies diferentes, una de alga y otra de hongo, cada una de ellas adscrita a un taxón superior diferente. Que haya individuos darwinianos de segundo grado taxonómicamente mixtos, no implica que existan taxones mixtos.

Eso, sin embargo, no tiene nada de extraño. Los individuos darwinianos, del orden que sea, sean ellos taxonómicamente mixtos o simples, se inscriben en el orden de los sistemas y no en el orden de los linajes. No obstante, en algunos casos, puedan ser el correlato de algo que sí se inscribe en la jerarquía filogenética. Tal es el caso de lo que ocurre entre el individuo darwiniano de primer grado y el semaforonte, pero también de lo que ocurre entre el avatar y su correlato genealógico que es el deme. Tener esto en cuenta puede servir para despejar cierta ambigüedad, o relatividad, inherente al concepto de *población darwiniana* (cf. Stencel, 2016). Si las entendemos como demes —es decir, como inscritas en la jerarquía filogenética (Eldredge, 1985, p. 97)— ellas tendrán sus correlatos sistémicos en los avatares de una especie. Pero si las entendemos como sistemas ecológicos, integrados en un ecosistema, su referencia filogenética puede ser dual.

Tratándose de una población de individuos darwinianos taxonómicamente simples eso no ocurrirá; allí la población será el mismo avatar que se corresponde al deme. En cambio, si se trata de individuos darwinianos taxonómicamente mixtos, como podría ocurrir con una población de líquenes, deberemos hablar de una población darwiniana que integra dos avatares de distintas especies, cada uno de los cuales corresponde a un deme diferente. Ahí, el individuo darwiniano de primer orden, el correlato

sistémico del semaforonte y del ejemplar, sin dejar de existir, no coincidirá con el individuo ecológico (cf. Pradeu, 2016b, p. 811), y del mismo modo en que los avatares de cada una de las especies ahí imbricadas aparecen como absorbidos en una población ecológica taxonómicamente mixta, esos individuos darwinianos de primer orden, que son el micobionte y el fotobionte, aparecen actuando como genuinos sistemas de órganos, causalmente eficaces, pero funcionalmente subordinados a un individuo darwiniano de segundo orden.

Es importante no perder de vista, por otra parte, que el individuo darwiniano de primer orden puede presentarse bajo formas que no son ni la del simple organismo autónomo, que puede integrarse en individuos darwinianos de segundo orden como una manada, ni tampoco la del simbiote que preserva alguna independencia de éxito reproductivo, pese a su integración en alguna asociación más o menos estrecha o plural. También está el caso de los superorganismos. Ellos también nos muestran que el *individuo darwiniano de primer grado*, ese que exhibe estados de caracteres que pueden otorgarle ventajas o desventajas en términos de éxito reproductivo diferencial con relación a los demás miembros de su población, no siempre coincide con el organismo (Godfrey-Smith, 2014, p. 76; Pradeu, 2016b, p. 813). Pero lo muestran de un modo diferente, allí tenemos verdaderos organismos, como las hormigas individuales, que carecen de cualquier éxito reproductivo independiente de la colonia que integran. Las hormigas obreras de un mismo hormiguero pueden presentar diferencias que afecten la eficiencia con la que ellas cumplen con sus funciones biológicas, pero eso no redundará en ninguna diferencia de éxito reproductivo entre ellas porque son estériles. Lo que sí ocurrirá es que cuanto mayor sea la eficiencia ecológica media de todas las obreras de un hormiguero, mayor será la eficiencia ecológica global de todo ese superorganismo, y eso incrementará las posibilidades de que de esa colonia surjan otras.

Es decir que las hormigas obreras no están darwinianamente individualizadas, como sí lo está el propio hormiguero. Y eso también vale para los machos fertilizadores. Ellos pueden ser más o menos eficientes en lo que atañe a su capacidad de encontrar una reina para fecundar sin morir en el intento. Sin embargo, como ocurre con un espermatozoide y el embrión, en cuya formación ellos intervienen, el éxito reproductivo que esos machos pueden llegar a tener nunca será independiente de la colonia que de hecho lleguen a formar. Aunque su función biológica está en el momento de la concepción del superorganismo, y no en su desarrollo y manutención, esto es, la independencia darwiniana de esas hormigas fecundadoras no es mayor que la de las obreras. En estos casos el individuo darwiniano de primer orden es la colonia, que a su vez puede integrarse en individuos darwinianos de segundo orden, como las supercolonias de la invencible

hormiga argentina *Linepithema humile* (cf. Fabrellas, 2004, p. 209). Es por eso que, en los insectos eusociales, el correlato del semaforonte puede encontrarse en toda la colonia, en diferentes fases de la ontogenia de cualquiera de los organismos que componen la colonia, o en propiedades de ésta considerada como un todo, su forma de organizarse, de construir sus nidos, de vincularse con otras colonias de la misma especie, etc.

PARA CONCLUIR

Hay que decir, por fin, que el hecho de que los individuos darwinianos se inscriban en el orden de los sistemas, sea cual sea el grado y la modalidad de esos individuos, también nos indica que las especies no pueden contarse entre ellos. Las especies pertenecen al orden de los linajes y, si se quiere hablar de selección de especies¹³, debemos entender ese fenómeno de una forma que preserve y suponga la distinción entre las especies y sus avatares conforme Damuth (1985) bien la propuso. Lo importante es no pretender intercalar a la especie en ese intervalo de la escala sistémica que arranca en el individuo darwiniano de primer grado y de ahí trepa hacia individuos darwinianos de grado superior, como las manadas o las colonias de superorganismos. Éste, sin embargo, ya es un asunto que escapa al objetivo de trabajo, que no era otro que el de identificar al correlato sistémico del ejemplar y del semaforonte de la sistemática filogenética. Correlato que creemos haber encontrado en el individuo darwiniano de primer grado; es éste que debe exhibir los estados de carácter que consideramos en las atribuciones taxonómicas. El mismo, conforme lo presentamos, sólo puede ser adscrito a una especie, y eso preserva la coherencia del sistema filogenético, más allá de la promiscuidad taxonómica que puedan presentar, en algunos casos, los individuos darwinianos de orden superior.

LAS DOS JERARQUÍAS BIOLÓGICAS

| <u>JERARQUÍA SISTÉMICA</u> [SISTEMAS] | <u>JERARQUÍA FILOGENÉTICA</u> [LINAJES] |
|--|---|
| BIOSFERA | SUPER-REINO (<i>Eukaryota</i>) REINO (<i>Animalia</i>) SUB-REINO (<i>Eumetazoa</i>) |
| ECOSISTEMA | SUPERFILO (<i>Deuterostomia</i>) FILO (<i>Chordata</i>) |
| | SUBFILO (<i>Vertebrata</i>) SUPERCLASE (<i>Tetrapoda</i>) |
| | CLASE (<i>Mammalia</i>) |
| | DIVISIÓN (<i>Theria</i>) |
| COMUNIDAD | SUPERORDEN (<i>Eutheria</i>) ORDEN (<i>Carnivora</i>) SUBORDEN (<i>Canifonia</i>) SUPERFAMILIA (<i>Canoidea</i>) FAMILIA (<i>Canidae</i>) SUBFAMILIA (<i>Caninae</i>) GÉNERO (<i>Canis</i>) |
| AVATAR [POBLACIÓN EN SENTIDO ECOLÓGICO] | DEME [POBLACIÓN EN SENTIDO EVOLUTIVO] |
| Entre el individuo darwiniano de primer grado y la población pueden también enumerarse otras formas de organización, como colonias, manadas, jaurías. Pero también hay que mencionar a las asociaciones simbióticas. Éstas también son Individuos darwinianos de grado superior a 1. | ESPECIE (<i>Canis lupus</i>) SUBESPECIE (<i>Canis lupus familiaris</i>) |
| INDIVIDUO DARWINIANO DE PRIMER GRADO (RIN-TIN-TIN) | EJEMPLAR // SEMAFORONTE (RIN-TIN-TIN) |
| ÓRGANO | |
| TEJIDO | |
| CÉLULA | |
| ORGANELA CROMOSOMA GEN MOLÉCULA | |

LAS LIMITACIONES GRÁFICAS LLEVAN A REPRESENTAR COMO PARALELAS DOS JERARQUÍAS QUE SERÍAN MEJOR REPRESENTADAS COMO ORTOGONALES; Y CUYO PUNTO DE INTERSECCIÓN ESTARÍA EN EL NIVEL DEL SER VIVO INDIVIDUAL, AQUÍ EJEMPLIFICADO POR EL VALIENTE RIN-TIN-TIN.

- 1 Al respecto, consúltese también: Eldredge & Vrba (1984, p. 149); Panchen (1992, p. 341); Pievani (2010, p.127); Casanueva, et al. (2013, p. 130); Pievani & Serrelli (2013, p. 396); Gayon (2014, p. 114); y Eldredge & Tëmkin (2015, p. 191).
- 2 Véase: MacMahon, et al. (1978, p. 701); Eldredge (1985, p. 188); Korn (2002, p. 216); Pickett, et al (2007, p. 28); y Caponi (2012a, p. 252).
- 3 Al respecto, ver: Jack Wilson (2000); Robert Wilson (2004); Karla Chediak (2005); Peter Godfrey-Smith (2009); Charbel El Hani, et al. (2012); Frédéric Bouchard y Philippe Huneman (2013); Francisco Ayala (2014); Becket Sterner (2015); y Thomas Pradeu (2016a).
- 4 Entre ellos: Willian Wheeler (1939); Gilbert Simondon (2009[1958]); David Hull (1992); John Bonner (1993); y el propio Jack Wilson (1999).
- 5 Propuesta inicialmente por el propio Willi Hennig (1968, p. 107), y después patrocinada por Ghiselin (1974; 1997), Griffiths (1974) y Hull (1994[1978]; 1984), la tesis según la cual, en el contexto de la sistemática filogenética, los taxones son pensados como entidades individuales, y no como *tipos o clases naturales*, puede ser considerada como hegemónica en el campo de la filosofía de la biología (Ereshefsky: 2007, p. 406; 2008, p. 102). La misma ha sido aceptada y sostenida por autores tan influyentes como Wiley (1980), Sober (1984), Eldredge (1985), Gould (2002), Rosenberg (2006); y hasta Ruse (2008), que inicialmente la había rechazado (cf. Ruse, 1987), acabó aceptándola (Ruse, 2008). Por eso me permito no discutirla aquí. Ya lo hice, por otra parte, en: “Los linajes biológicos como individuos” (Caponi, 2011).
- 6 Filogenético hablando, la población fundadora de una especie guarda una proximidad con todas las poblaciones de esa especie, que es mucho más estrecha que la que ella podrá venir a guardar con todas las poblaciones de las especies, géneros, familias, etc., que después puedan venir a surgir de esa especie que ella efectivamente fundó.
- 7 Los tapetes microbianos son usualmente llamados ‘biofilms’; pido perdón por haber preferido una expresión castellana.
- 8 “La mayor parte de los microbios forma y habita tapetes microbianos: agregados complejos y diferenciados, típicamente de muchas especies, que medran en casi todas las superficies” (Olsen, et al., 2012, p. 5). Los mismos “están rodeados por una matriz polimérica autoproducida” (Olsen, et al., 2012, p. 5) que los mantiene cohesos y los separa del exterior; y se puede afirmar que entre las distintas poblaciones que integran están comunidades existe cierta división del trabajo: cada una de ellas desempeña funciones específicas en la preservación del todo (Olsen *et al*, 2012, p. 5). Sobre la relevancia de los tapetes microbianos para nuestra discusión, véase también: Clarke (2016a, p. 192); y Booth & Doolittle (2017, p. 10).
- 9 Un holobionte estaría constituido por un organismo multicelular y diferentes poblaciones de microorganismos que lo colonizan de una forma que le resulta funcional (Queller & Strassmann, 2016). Al respecto de su posible individualidad biológica, véase también: Booth (2014); Chiu & Eberl (2016); y Gilbert & Tauber (2016).
- 10 Sobre esas ‘transiciones’ evolutivas, ver también: Michod & Roze (2001, p.1); Strassmann & Queller (2011, p. 193); Godfrey-Smith (2014, p. 75); y West, et al (2015, p. 10112).
- 11 Ver: Sober & Wilson (1989); Wilson & Hölldobler (2009); y Turner (2013).

- 12 Al respecto, ver: Brandon (1990, pp. 123-7); Sober (1993, pp. 102-16); Andrade & Fajardo (2008, pp. 89-90); Okasha (2008, pp. 141-4); Rosas (2009, pp. 135-6); y Jeler (2015, pp. 485-90).
- 13 Al respecto, del concepto de *selección de especies*, ver: Vrba & Lieberman (1995, p.395-398); Okasha, (2008, p.148-50); Pievani (2010, p.108-9); y Diégues (2012, p.242-6).

BIBLIOGRAFÍA

- Andrade, E. & Fajardo, D. (2008), "Niveles de selección y la cuestión ontológica acerca de las jerarquías biológicas", *El hombre y la máquina* 30: 86-99.
- Ayala, F. (2014), "Review of (eds.): *From Groups to Individuals*. Cambridge: MIT Press", *History & Philosophy of Life Science* 36(1): 136-138.
- Bonner, J. (1993), *Life Cycles: Reflections of an Evolutionary Biologist*. Princeton: Princeton University Press.
- Bonvissutto, G. (2011), "Propagación de pastizales naturales: rizomas y estolones vs semillas", *Presencia* 58: 32-34.
- Booth, A. (2014), "Symbiosis, selection, and individuality", *Biology & Philosophy* 29: 657-673.
- Booth, A. & Doolittle, W. (2017), "It's the song, not the singer: An exploration of holobiosis and evolutionary theory", *Biology & Philosophy* 29: 657-673.
- Bouchard, F. (2013), "What is a symbiotic superindividual and how do you measure its fitness", in Bouchard, F. & Huneman, P. (eds.), *From Groups to Individuals*. Cambridge: MIT Press, pp. 243-264.
- Bouchard, F. & Huneman, P. (2013), "Introduction", in Bouchard, F. & Huneman, P. (eds.), *From Groups to Individuals*. Cambridge: MIT Press, pp. 1-14.
- Brandon, R. (1990), *Adaptation and Selection*. Princeton: Princeton University Press.
- Caponi, G. (2011), "Los linajes biológicos como individuos", *Ludus Vitalis* 19 (35): 17-48.
- Caponi, G. (2012a), "Linajes y sistemas: dos tipos de individuos biológicos", *Scientiae Studia* 10(2): 243-268.
- Caponi, G. (2012b), *Réquiem por el centauro – Aproximación epistemológica a la biología evolucionaria del desarrollo*. México: Centro Lombardo Toledano.
- Caponi, G. (2013a), "El concepto de presión selectiva y la dicotomía próximo-remoto", *Aurora* 25(36): 197-216.
- Caponi, G. (2013b), "Teleología naturalizada: los conceptos de función, adaptación y diseño en la teoría de la selección natural", *Theoria* 76: 91-114.
- Caponi, G. (2016), "Lineages and systems: a conceptual discontinuity in biological hierarchies", in Eldredge, N.; Pievani, T.; Serrelli, E.; Tëmkin, I. (eds.): *Evolutionary Theory: a Hierarchical Perspective*. Chicago: Chicago University Press, pp. 47-62.
- Casanueva, M.; Folguera, G.; Peimbert, M. (2013), "Jerarquías, integración y complejidad en biología", *Contrastes* Sup. 18: 127-142.
- Chediak, K. (2005), "O problema da individuação na biologia à luz da determinação da unidade de seleção natural", *Scientiae Studia* 3(1): 65-78.
- Chiu, L. & Eberl, G. (2016), "Microorganisms as scaffolds of host individuality: an eco-immunity account of the holobiont", *Biology & Philosophy* 31: 819-837.
- Clarke, E. (2012), "Plant individuality: a solution to the demographer's dilemma", *Biology & Philosophy* 27: 321-361.
- Clarke, E. (2013), "The multiple realizability of biological individuals", *The Journal of Philosophy* 60(8): 413-435.
- Clarke, E. (2016a), "Levels of selection in biofilms: multispecies biofilms are not evolutionary individuals", *Biology & Philosophy* 31: 191-212.
- Clarke, E. (2016b), "A levels-of-selection approach to evolutionary individuality", *Biology & Philosophy* 31: 893-911.
- Damuth, J. (1985), "Selection among species: a formulation in terms of natural functional units", *Evolution* 39(5): 1132-1146.
- Diéguez, A. (2012), *La vida bajo escrutinio*. Barcelona: Buridan.

- El Hani, C.; Meglioratti, F.; Caldeira, A. (2012), "O conceito de organismo em uma abordagem hierárquica e sistêmica da biologia", *Revista da Biologia* 9(2): 7-11.
- Eldredge, N. (1985), *Unfinished Synthesis*. Oxford: Oxford University Press.
- Eldredge, N. (1995), *Reinventing Darwin*. London: Phoenix.
- Eldredge, N. & Tëmkin, I. (2015), "Networks and hierarchies: approaching complexity in evolutionary theory", in Serrelli, E. & Gontier, N. (eds.), *Macroevolution*. Dordrecht: Springer, pp. 183-226.
- Eldredge, N. & Vrba, E. (1984), "Individual, hierarchies and processes: toward a more complete evolutionary theory", *Paleobiology* 10: 147-171.
- Ereshefsky, M. (2007), "Species, taxonomy, and systematics", in Mauthen, M. & Stephens, C. (eds.), *Philosophy of Biology*. Amsterdam: Elsevier, pp. 403-428.
- Ereshefsky, M. (2008), "Systematics and taxonomy", in Sarkar, S. & Plutynski, A. (eds.): *A Companion to the Philosophy of Biology*. Oxford: Blackwell, pp. 99-118.
- Ereshefsky, M. & Pedroso, M. (2013), "Biological individuality: the case of biofilms", *Biology & Philosophy* 28: 331-349.
- Fabrellas, D. (2004), "Tasa de expansión de la hormiga argentina en un área mediterránea", *Boletín de la Asociación Española de Entomología* 28 (1-2): 207-206.
- Folse, H. & Roughgarden, J. (2010), "What is an individual organism?", *Quarterly Review of Biology* 85(4): 447-472.
- Gayon, J. (2014), "Las especies y los taxones monofiléticos ¿son individuos?", in Ludwig, P. & Pradeu, T. (eds.), *El individuo*. Buenos Aires: Nueva Visión, pp.101-120.
- Geoffroy Saint-Hilaire, E. (1833), "Le degré d'influence du monde ambiant pour modifier les formes animales", *Mémoires de l'Académie Royale des Sciences de l'Institut de France* 12 : 63-92.
- Ghiselin, M. (1974), "A radical solution to the species problem", *Systematic Zoology* 23: 536-544.
- Ghiselin, M. (1997), *Metaphysics and the Origin of Species*. Albany: SUNY Press.
- Gilbert, S. & Tauber, A. (2016), "Rethinking individuality: the dialectics of holobiont", *Biology & Philosophy* 31: 839-853.
- Godfrey-Smith, P. (2009), *Darwinian Population and Natural Selection*. Oxford: Oxford University Press.
- Godfrey-Smith, P. (2013), "Darwinian individual", in Bouchard, F. & Huneman, P. (eds.), *From Groups to Individuals*. Cambridge: MIT Press, pp. 17-38.
- Godfrey-Smith, P. (2014), *Philosophy of Biology*. Princeton: Princeton University Press.
- Gould, S. (2002), *The Structure of Evolutionary Theory*. Cambridge: Harvard University Press.
- Griffiths, G. (1974), "On the foundations of biological systematics", *Acta Biotheoretica* 23: 85-131.
- Haber, M. (2014), "In defense of the organism", *Biology & Philosophy* 29: 885-895.
- Hawksworth, D. (1989), "Interacciones hongo-alga en simbiosis líquénicas y liquenoides", *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 46(1): 235-247.
- Hennig, W. (1968), *Elementos de Sistemática Filogenética*. Buenos Aires: EUDEBA.
- Hull, D. (1992), "Individual", in Fox Keller, E. & Lloyd, E. (eds.), *Keywords in Evolutionary Biology*. Cambridge: Harvard University Press, pp. 180-187.
- Hull, D. (1984), "Historical entities and historical narratives", in Hookway, C. (ed.), *Minds, Machines and Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press, pp.17-42.

- Hull, D. (1994) [1978], "A matter of individuality", in Sober, E. (ed.), *Conceptual Issues in Evolutionary Biology*. Cambridge: MIT Press, pp. 193-217.
- Hull, D. (1987), "Genealogical actors in ecological roles", *Biology & Philosophy* 2: 168-184.
- Huxley, J. (1961) [1912], *El individuo en el reino animal*. Buenos Aires: Pleamar.
- Jeler, C. (2015), "Is there such a thing as group selection in the contextual analysis framework?", *History & Philosophy of Life Science* 36(4): 484-502.
- Korn, R. (2002), "Biological hierarchies, their birth, death and evolution by natural selection", *Biology & Philosophy* 17: 199-221.
- Lincoln, R.; Boxshall, G.; Clarck, P. (2009), *Diccionario de ecología, evolución y taxonomía*. México: Fondo de Cultura Económica.
- Macmahon, J.; Phillips, D.; Robinson, J.; Schimpf, D. (1978), "Levels of biological organization: an organism-centered approach", *Bioscience* 28(11): 700-704.
- Maturana, H. & Varela, F. (1994), *De máquinas y seres vivos*. Santiago: Universitaria.
- Mitri, S.; Xavier, J.; Foster, K. (2011), "Social evolution in multispecies biofilms", in Ayala, F.; Strassmann, J.; Queller, D.; Avise, J. (ed.), *In the Light of Evolution, Vol.5: Cooperation and Conflict*. Washington: National Academies Press, pp. 137-163.
- Moreno, Á. & Mossio, M. (2015), *Biological Autonomy*. Dordrecht: Springer.
- Moreno, Á.; Arnellos, A.; Ruiz-Mirazo, K. (2014), "Organizational requirements for multicellular autonomy", *Biology & Philosophy* 29: 851-884.
- Morón, M.; Nogueira, G.; Rojas, C.; Arce, R. (2014), "Biodiversidad de Melolonthidae (Coleoptera) en México", *Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl.* 85: 298-302.
- Michod, R. (1999), *Darwinians Dynamics: Evolutionary Transitions in Fitness and Individuality*. Princeton: Princeton University Press.
- Michod, R. & Roze, D. (2001), "Cooperation and conflict in the evolution of multicellularity", *Heredity* 86: 1-7
- Nadell, C.; Xavier, J.; Foster, K. (2009), "The sociobiology of biofilms", *FEMS Microbiology Reviews* 33: 206-224.
- Okasha, S. (2008), "The units and level of selection", in Sarkar, S. & Plutynski, A. (eds.), *Companion to Philosophy of Biology*. Oxford: Blackwell, pp. 138-156.
- Olsen, L.; Choffnes, E.; Mack, A. (2012), *Social Biology of Microbiological Communities*. Washington: National Academies Press.
- Panchen, A. (1992), *Classification, Evolution and the Nature of Biology*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Pickett, S.; Kolasa, J.; Jones, C. (2007), *Ecological Understanding*. London: Academic publishers.
- Pievani, T. (2010), *Introdução à Filosofia da Biologia*. São Paulo: Loyola.
- Pievani, T. & Serrelli, E. (2013), "Bucket thinking: the future framework for evolutionary explanation", *Contrastes, suplemento* 18: 389-405.
- Pradeu, T. (2012), *The Limits of the Self*. Oxford: Oxford University Press.
- Pradeu, T. (2014), "¿Qué es un individuo biológico?", in Ludwig, P. & Pradeu, T. (eds.), *El individuo*. Buenos Aires: Nueva Visión, pp. 77-100.
- Pradeu, T. (2016a), "The many faces of biological individuality", *Biology & Philosophy* 31: 761-773.
- Pradeu, T. (2016b), "Organisms of biological individuals: combining physiological and evolutionary individuality", *Biology & Philosophy* 31: 797-817.
- Queller, D. & Strassmann, J. (2016), "Problems of multi-species organism: endosymbionts to holobionts", *Biology & Philosophy* 31: 855-873.

- Rosas, A. (2009), "Levels of selection in synergy", *Teorema* 28(2): 135-150
- Rosenberg, A. (2006), *Darwinian Reductionism*. Chicago: The University of Chicago Press.
- Ruiz-Mirazo, K.; Briones, C.; Escoura, A. (2017), "Chemical roots of biological evolution: the origins of life as a process of development of autonomous functional systems", *Open Biology* 7: 170050.
- Ruse, M. (1987), "Biological species: natural kinds, individuals, or what?", *The British Journal of the Philosophy of Science* 38 (2): 225-242.
- Ruse, M. (2008), *Charles Darwin*. Buenos Aires: Katz.
- Salgado, L. & Arcucci, A. (2016), *Teorías de la evolución*. Viedma: Universidad Nacional de Río Negro.
- Salthe, S. (1985), *Evolving Hierarchical Systems*. New York: Columbia University Press.
- Skillings, D. (2016), "Holobionts and the ecology of organisms: multi-species communities or integrated individuals", *Biology & Philosophy* 31: 875-892.
- Simondon, G. (2009) [1958], *La individuación a la luz de las nociones de forma y de información*. Buenos Aires: Cactus.
- Sober, E. (1984), "Sets, species, and evolution", *Philosophy of Science* 51: 334-341.
- Sober, E. (1993), *Philosophy of Biology*. Oxford: Oxford University Press.
- Sober, E. & Wilson, D. (1989), "Reviving the superorganism", *Journal of Theoretical Biology* 136: 337-356.
- Stencel, A. (2016), "The relativity of Darwinian populations and the ecology of endosymbiosis", *Biology & Philosophy* 31: 619-637.
- Sterner, B. (2015), "Pathways to pluralism about biological individuality", *Biology & Philosophy* 30: 609-628.
- Strassmann, J. & Queller, D. (2011), "Evolution of cooperation and control of cheating in a social microbe", in Ayala, F.; Strassmann, J.; Queller, D.; Avise, J. (eds.), *In the Light of Evolution, Vol.5: Cooperation and Conflict*. Washington: National Academies Press, pp. 191-212.
- Turner, S. (2013), "Superorganism and superindividuality: the emergence of individuality in a social insect assemblage", in Bouchard, F. & Huneman, P. (eds.), *From Groups to Individuals*. Cambridge: MIT Press, pp.219-242.
- Vrba, E. & Lieberman, B. (1995), "Hierarchy theory, selection and sorting", *BioScience* 45(6):394-399.
- West, S.; Fisher, R.; Gardner, A.; Kiers, T. (2015), "Major evolutionary transitions in individuality", *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112 (33): 10112-10119.
- Wheeler, W. (1939), *Essays in Philosophical Biology*. Cambridge: Harvard University Press.
- Wiley, E. (1980), "Is the evolutionary species fiction?", *Systematic Zoology* 29: 76-80.
- Wilson, E. & Hölldobler, B. (2009), *The Superorganism*. London: Norton.
- Wilson, J. (1999), *Biological Individuality: The Identity and Persistence of Living Entities*. New York: Cambridge University Press.
- Wilson, J. (2000), "Ontological butchery: organism concept and biological generalization", *Philosophy of Science* 67 (supplement): S301-S311.
- Wilson, R. (2004), "Recent work in individualism in the social, behavioral and biological science", *Biology & Philosophy* 19: 397-423.