

El mecanismo evolutivo de Margulis y los niveles de selección

Margulis' evolutionary mechanism and the levels of selection

JAVIER SUÁREZ DÍAZ
Universidad de Oviedo

Recibido: 19-XII-2013 Aprobado: 6-VI-2014

RESUMEN

La teoría evolutiva de Margulis implica una auténtica revisión de algunos de los conceptos fundamentales de la biología tradicional. Uno de tales cambios tiene que ver con el controvertido debate acerca de las unidades de selección. Este trabajo considera la propuesta de Margulis como una nueva tradición de investigación (TI) y trata de evaluar sus consecuencias para la citada disputa. Se sugieren tres ideas: una, que su teoría supone la revisión de conceptos tradicionales de la biología; dos, que su estudio supone una reevaluación de debates tradicionales de la filosofía de la biología; tres, que estudiarlo desde los presupuestos de Lakatos y Laudan sobre las TI nos permite iluminar la utilidad de su teoría.

PALABRAS CLAVE

MARGULIS, UNIDADES DE SELECCIÓN, TRADICIÓN DE INVESTIGACIÓN,
SIMBIOME

ABSTRACT

Margulis' evolutionary theory entails a revision of certain core concepts of traditional biology. One of these changes is related to the hot debate about units of selection. This paper considers Margulis' proposal as a new research tradition (RT) and evaluates its consequences to the mentioned issue. Three ideas are suggested here: firstly, that her theory represents the revision of many classical biological concepts; secondly, that her position implies a reappraisal of many traditional issues in philosophy of biology; and thirdly, that studying it from Lakatos and Laudan's ideas about RT allows us to enlighten the richness of her theory.

KEY WORDS

MARGULIS, UNITS OF SELECTION, RESEARCH TRADITION, SYMBIOME

I. INTRODUCCIÓN

EL ORIGEN DE LAS CÉLULAS eucarióticas ha sido siempre considerado como «la mayor discontinuidad evolutiva jamás encontrada en el (...) mundo vivo» (Sagan 1967: 226). A finales de los años 60, la célebre bióloga Lynn Margulis propuso una nueva teoría que pretendía explicar el origen de estas células por medio de la simbiosis, un mecanismo que nunca antes había sido tomado en serio como posible explicación de las transiciones evolutivas. En su propuesta, las células eucarióticas no habrían evolucionado por el conocido mecanismo de las mutaciones lentas y graduales, sino por simbiosis de, al menos, dos células procarióticas preexistentes. Tales células habrían originado los orgánulos eucarióticos más conocidos, a saber: las mitocondrias, los cloroplastos y el cinetosoma que da lugar a los flagelos, ocurriendo que «la célula eucariótica es el resultado de la evolución de antiguos simbiosistas» (Sagan 1967: 226; Margulis 1970).

Algunos años más tarde, Margulis amplió el campo de aplicación de su teoría del origen de las células eucarióticas afirmando que el mecanismo de la simbiosis debía ser considerado como responsable de la gran mayoría de los eventos macroevolutivos y de especiación (Margulis & Sagan 1987, 2002; Margulis 1998; Brucker & Bordenstein 2012). Enfrentándose a la ortodoxia dominante en la biología del momento, defendía que el mecanismo de las pequeñas mutaciones aleatorias era incapaz tanto de explicar las mayores transiciones evolutivas, i.e. los procesos macroevolutivos y de origen de nuevas especies, como la interrupción del registro fósil, dificultad que había sido señalada previamente por Gould y Eldredge (Eldredge & Gould 1972; Gould & Eldredge 1977; Gould 1980; Eldredge 1985). Según ella, el origen de nuevas especies no sería un proceso lento y gradual, sino rápido y discontinuo, siendo esta la razón principal de los «saltos» que aparecen en el registro fósil. Asimismo, apartándose también de la ortodoxia dominante en taxonomía, afirmaba que los procesos evolutivos que dan origen a nuevas especies se producen mayoritariamente por la fusión de ramas previamente existentes y no exclusivamente de manera divergente (Sober 1993). Es decir, las nuevas especies se originarían como consecuencia de la fusión simbiótica de dos especies ya existentes, del mismo modo que las células eucarióticas se originaron como consecuencia de la unión simbiótica de células procarióticas preexistentes. Por estos motivos, su teoría entraña cambios de enorme profundidad en conceptos canónicos de la biología y de muchos otros campos, obligando a redefinir las ideas de «especie», «organismo», «evolución», entre otras (Carrapiço 2006, 2010; Sapp 1994, 2003, 2004; Gontier 2007).

Uno de los cambios filosóficos más importantes que genera esta nueva propuesta es el que tiene que ver con el debate sobre las unidades de selección,

según Dennet (1995): una de «las áreas más brillantes» y prometedoras de la filosofía de la ciencia, que tendría que ser completamente redefinido en nuevos términos. En realidad, si nos tomamos seriamente la propuesta de Margulis, y aceptamos la idea de que las nuevas especies se originan como consecuencia de la fusión de especies previamente existentes, entonces tendremos que admitir que los procesos selectivos están ocurriendo de manera simultánea en *al menos* dos niveles diferentes, a saber: en el nivel de adaptación mutua de los simbiotes (*nivel intraorganísmico*) y en el nivel de adaptación del conjunto simbiótico con respecto al medio (*nivel superorganísmico*). Por tanto, la simultaneidad de los procesos selectivos no sería la excepción, como señalan la mayor parte de los biólogos evolutivos, sino la regla cuando hablamos de los procesos de especiación. Consecuentemente, nuestras ideas acerca de qué cuenta como unidad de selección y del nivel al que se está dando el proceso o los procesos evolutivos se verían completamente alteradas.

Por otro lado, su propuesta también acarrea serias consecuencias a nivel metodológico, derivadas de los cambios que se plantean en el nivel ontológico. La simultaneidad de procesos selectivos, postulada como regla en el planteamiento de Margulis, dificulta seriamente la construcción modelos evolutivos. La construcción de tales modelos solo sería posible en caso de que se hiciese posible la computación de una diversidad de procesos selectivos que ocurren de modo sincrónico en un mismo individuo. Asimismo, prolifera el uso de nuevas técnicas de trabajo experimental, como por ejemplo el uso de antibióticos para estudiar los diferentes tipos de simbiosis.

El presente trabajo pretende explorar la situación en que quedaría el debate acerca de las unidades y los niveles de selección si tomamos en serio la propuesta de Margulis. Por tanto, nos servirá para ver qué cambios ontológicos y metodológicos acompañan a su propuesta, así como para valorar la capacidad heurística de la misma. Los autores de referencia serán Lakatos (1970^a, 1970b) y Laudan (1977, 1984). Defenderé que este estudio sirve no solo para como prueba de los frutos que rinde la teoría de Margulis (pese a que este es el núcleo central del mismo), sino también como ejemplo a favor de la riqueza y potencialidad de las teorías de estos dos filósofos.¹

1 Pese a las notables divergencias existentes entre las tesis defendidas por Laudan y Lakatos, las consideraré irrelevantes para el presente ensayo y consideraré únicamente los puntos en común: la necesidad de centrarse en el análisis de unidades macroteóricas, asunción de que los cambios de unidad macroteórica entrañan cambios en la problemática y posibilidad de comparar las unidades teóricas entre sí.

II. EL DEBATE EN TORNO A LAS UNIDADES Y LOS NIVELES DE SELECCIÓN

El debate en torno a las unidades de selección es uno de los más antiguos de la biología, y continúa vivo desde que Darwin propusiera su teoría de la selección natural como fuerza evolutiva primitiva (Darwin 1859). Sin embargo, el esqueleto lógico de la discusión fue abstraído por primera vez por Lewontin (1970). En sus términos, siempre que:

1. Los diferentes individuos de una población difieran en morfología, fisiología y comportamiento (variación fenotípica)
2. Los diferentes fenotipos vayan acompañados de diferentes tasas de supervivencia y reproducción en ambientes diferentes (eficacia diferencial)
3. Haya una correlación entre padres y descendencia en la contribución que hace cada uno de ellos a las diferentes generaciones (la eficacia es heredable) (1970: 1),

habrá evolución por selección natural y, por tanto, habrá ciertas unidades susceptibles de ser favorablemente seleccionadas frente a otras². Más brevemente, en la línea de Sober (1993), toda entidad que exhiba *variación heredable en eficacia* podría ser considerada como una unidad potencial para que sobre ella se produzca un proceso de selección. Esto significa que dicha entidad poseerá rasgos y propiedades concretos que determinarán que sea ella la que sobreviva y se reproduzca con mayor éxito (esto es, que sea más eficaz desde el punto de vista biológico) que el resto de entidades que están en el mismo nivel pero que carecen de dichos rasgos. En un escenario tal, existirán múltiples candidatos para actuar o comportarse como unidades de selección, desde los genes (Williams 1966; Dawkins 1976, 1982), pasando por los gametos (Lewontin & Dunn 1960) y los individuos (Darwin 1859; Maynard Smith 1975), hasta grupos (Wynne Edwards 1962), especies (Stanley 1975; Gould & Eldredge 1977) o incluso clados.³

Asumiendo que hay diferentes niveles de la jerarquía biológica susceptibles de ser seleccionadas afirmaremos, con Hull, que cuando hablamos de unidades de selección nos referimos a ellas como individuos y no como clases (en el sentido lógico del término). Así, cuando afirmamos que un determinado grupo de abejas es seleccionado positivamente en detrimento de otro, o que una determinada especie sobrevive a costa de la extinción de otra, estamos considerando tanto al grupo como a la especie como individuos en sentido

2 Conviene añadir a las cláusulas 1, 2 y 3 el principio malthusiano, tan inspirador para Darwin, según el cual la población crece más rápido que los recursos, de ahí que se produzca una lucha por la existencia. Tal cláusula está implícita en 2, pero merece destacarse. Debo este comentario al *referee* anónimo que revisó el borrador inicial de este trabajo.

3 La jerarquía ofrecida se basa en la presentada por Brandon (1982, 1988) y Diéguez (2012).

lógico, esto es, como «entidades espaciotemporalmente localizadas que tienen un origen y un final definido en el tiempo» (1980: 313). De esta forma, referirse a un grupo como la unidad de selección de un determinado rasgo equivale a afirmar que tal grupo es un individuo que porta determinadas propiedades o rasgos y que «uno de los factores que influyó en la evolución de R [rasgo] es el beneficio que R confiere al grupo» (Sober & Wilson 1994: 536).

Los individuos que actúan como unidades para la selección de un determinado rasgo pueden ser de dos tipos: por un lado, *interactores* y, por otro, *replicadores*. Se dice de una entidad que es un interactor cuando «actúa directamente como un todo coherente con su ambiente de tal forma que la replicación es diferencial» y que es un replicador cuando «transmite su estructura de modo directo durante el proceso de replicación» (Hull 1980: 318). Dicho de otro modo, se dice de un individuo o entidad que es un interactor si está conectado de modo directo con el ambiente, y este puede favorecerle, permitiendo su supervivencia y que, por el contrario, es un replicador si es capaz de transmitir su estructura a su descendencia. En este sentido, la discusión sobre el problema de las unidades de selección se centra hoy en el problema de qué unidades son las que interactúan de modo directo con el ambiente, asumiéndose de forma casi unánime que la función replicación es realizada por los genes (Lloyd 2012). No obstante, es altamente probable que los importantes cambios que están teniendo lugar en epigenética desde hace algunos años reabran próximamente el debate sobre los replicadores.

III. LA TEORÍA DE MARGULIS COMO TRADICIÓN DE INVESTIGACIÓN

La teoría endosimbiótica de Margulis, entendida en su sentido amplio, puede ser considerada como un programa o tradición de investigación genuino en biología (Lakatos 1970; Laudan 1977, 1984). En este sentido, su núcleo firme sería la afirmación esencial de que la mayor parte de los procesos de especiación y los eventos macroevolutivos habrían sucedido por el mecanismo de la simbiosis, que es la fuerza primigenia o motor del cambio evolutivo de gran escala. Los procesos de mutación de los que dieron cuenta Dobzhansky (1941), Mayr (1942) y Simpson (1944), y que constituyen el corazón de la síntesis evolutiva moderna, serían la causa de los procesos microevolutivos. De este modo, la teoría de Margulis supone la asunción de unos nuevos compromisos ontológicos y metodológicos, que conllevan una auténtica «revolución en la evolución».

Si definimos, siguiendo a Larry Laudan, una tradición de investigación como:

Un conjunto de supuestos generales acerca de las entidades y procesos de un ámbito de estudio, y acerca de los métodos apropiados que deben ser utilizados para investigar los problemas y construir las teorías de ese modelo (1977: 116),

Entonces debemos aceptar que la propuesta endosimbiótica es una nueva tradición de investigación en el ámbito biológico. Además, puede ser considerada como una tradición de investigación progresiva en el ámbito de las ciencias biológicas, en el sentido en que plantea nuevos problemas, tanto empíricos como conceptuales, y resuelve problemas que no disponen de una explicación suficientemente satisfactoria cuando son vistos desde el prisma de la nueva síntesis.

En primer lugar, la teoría de Margulis abre un nuevo campo de trabajo y obliga a buscar nuevos métodos de investigación biológica. La ampliación del campo de aplicación de su teoría endosimbiótica obliga a desarrollar nuevos métodos de investigación destinados a demostrar el origen genuinamente simbiótico de múltiples organismos y especies. Asimismo, obliga a generar nuevos métodos clasificatorios de los tipos de simbiosis existentes y a reevaluar, desde un nuevo prisma, el grado de interdependencia que existe entre los organismos que se asocian de forma simbiótica.

La necesidad de desarrollar nuevos métodos de investigación no es una novedad en el trabajo de Margulis. Si realizamos un análisis retrospectivo de sus planteamientos y analizamos el caso de su primera propuesta, destinada a explicar el origen de las células eucarióticas, nos percatamos de que predice una multitud de hechos nuevos. Entre tales hechos figura la arriesgada y sorprendente predicción que estipula que «todas las células deben contener al menos tres tipos de ADN: nuclear, mitocondrial y el del homólogo (9+2), [así como] un ADN adicional asociado con los cloroplastos que debe ser encontrado en las plantas eucarióticas» (Sagan 1967: 271). La magnitud de dicha predicción obligó a desarrollar nuevos métodos de investigación destinados a encontrar esos diferentes tipos de ADN. Para ello, se hizo necesario refinar los instrumentos de observación y análisis de las muestras genéticas y, al mismo tiempo, se tuvieron que mejorar las técnicas entonces existentes para estudiar las cadenas de nucleótidos. El resultado de la investigación fue exitoso: se encontraron los tres tipos de ADN predichos por la teoría de Margulis, y esto supuso un éxito arrollador para su teoría. No olvidemos que la existencia de diferentes tipos de ADN no solo no había sido anticipada por la teoría neosintética, sino que, una vez encontrada, solo podría ser explicada recurriendo a estratagemas *ad hoc*. En este sentido, el programa de Margulis sería teóricamente progresivo con respecto a su predecesor. Asimismo, y este punto resulta fundamental, el desarrollo de estos nuevos métodos en lo que atañe al caso concreto del estudio del origen de las células eucarióticas nos permite afirmar que el programa de

Margulis ha resultado ser también empíricamente progresivo en relación a la explicación clásica (Lakatos, 1970b: 48-9).

Sin embargo, en relación con su teoría acerca del origen simbiótico de las nuevas especies, el programa de Margulis no goza aún de una confirmación absoluta, pese a haberse encontrado ya algunos ejemplos. Estos casos empíricos son fruto de las nuevas técnicas de investigación, impensables desde la síntesis moderna, tales como el tratado de determinados áfidos con antibióticos para eliminar a sus simbioses bacterianas, las *Buchneras*; los experimentos para calcular el número de genes presentes en las bacterias de vida libre, las cuales son simbioses de otros organismos; o incluso los estudios destinados a determinar el ritmo de mutación de las mitocondrias y su relación con los cambios en las células que las portan (Margulis & Fester 1991; Rand 2001; Moran 2006, 2007; Sapp 2003; Carrapiço 2006, 2010; Latorre & Moya 2013).

En segundo lugar, en lo que respecta a los nuevos compromisos ontológicos que acompañan a su teoría es pertinente señalar que Margulis no niega que se produzca evolución, ni tampoco niega la existencia de la selección natural. Lo que ella afirma es que el mecanismo o causa de la evolución de los organismos, cuando por tal se entiende macroevolución, no es la recombinación genética o mutaciones que suceden en el núcleo de un organismo aislado, sino la unión simbiótica de dos o más organismos, donde normalmente uno de ellos es una bacteria (Margulis 1998; Margulis & Sagan 1987, 2002). La razón para elegir a las bacterias como los simbioses habituales es doble: de un lado, las bacterias son susceptibles de cambios genéticos permanentes, por mecanismos como la transferencia horizontal, resultando extremadamente fácil que una bacteria pueda transmitir parte de su genoma al núcleo de las células huésped (debido a su facilidad de recombinación genética). Por otro lado, la mayor parte de los casos de simbiosis documentados (áfidos y *Buchnera*, artrópodos y *Wolbachia*, moscas tse-tse y *Wigglesworthia* o *Sodalis glossinindius*) se producen entre organismos multicelulares y bacterias.

De este modo, nos es fácil afirmar que su teoría supone una nueva manera de considerar las causas de la especiación, así como la obligada redefinición de muchos de los conceptos canónicos de la biología. En primer lugar, se redefine especie: «definimos especie como sigue: dos seres vivos pertenecen a la misma especie cuando el contenido y el número de genomas integrados y otrora independientes que los constituyen es el mismo» (Margulis & Sagan 2002: 94).

En segundo lugar, se le da una nueva forma a la idea de individuo: aparece la idea de «simbiome» (*symbiome*), fundamental para nuestro estudio. Un simbiome es un *superorganismo*, es decir, es el organismo formado por la unión que se produce entre el simbiote y el huésped o huéspedes. La principal característica que se le atribuye al simbiome es su capacidad para actuar como

unidad de selección y como medio de interacción en que se produce el proceso selectivo (Sapp, 2004: 1047).

En tercer lugar, y conectado con lo anterior, surge como principio una multiplicidad *necesaria* de los niveles a los que opera la selección natural, ya que, si la especiación se debe a uniones simbióticas entre organismos, siempre habrá selección dentro del simbiome y selección del simbiome considerado como unidad (Rand 2001). Necesaria porque, como señala la propia Margulis: el mecanismo de la simbiosis es el único que puede generar novedad evolutiva. Las «pequeñas mutaciones» graduales, los eventos de especiación alopátrica, o los procesos de deriva genética, solo pueden «refinar» los productos de la simbiosis. En el próximo epígrafe se ahondará en esta cuestión con el objeto de mostrar la revolución ontológica que implican sus planteamientos.

En cuarto lugar, obliga a realizar una jerarquía más detallada de los procesos simbióticos, discriminando, por ejemplo, entre simbiosis facultativas y obligadas (Moran 2006). El establecimiento de una nueva jerarquía para los procesos simbióticos está en el núcleo de su teoría y es de vital importancia para el desarrollo de la misma y el análisis de sus posibles consecuencias lógicas. Si la simbiosis es nuestro órgano para el análisis de la realidad biológica, una correcta clasificación de sus formas es la base para toda investigación ulterior.

Por tanto, la teoría de Margulis puede ser considerada como una nueva tradición de investigación que está acompañada de una serie de compromisos metodológicos y ontológicos revolucionarios en relación a los postulados de la nueva síntesis. Se altera nuestra idea de los procesos que están teniendo lugar, se modifican nuestros problemas (tanto empíricos como conceptuales), se nos obliga a alterar nuestros métodos y técnicas de investigación, entre otros⁴. Algunos de los hechos que anticipaba su teoría han sido ya probados, como el caso del origen simbiótico de las mitocondrias y los cloroplastos en las células nucleadas, o el descubrimiento de gran cantidad de formas de vida simbióticas de carácter obligado que, anteriormente, eran impensables (Margulis 1998; Margulis & Sagan 1987, 2002). En este sentido, el programa de Margulis es prometedor y se ha mostrado como progresivo en diversos campos ya que, sin rechazar la teoría de la evolución ni gran parte de sus presupuestos, permite explicar de manera más eficiente y anticipar un gran número de acontecimientos que resultaban problemáticos para la nueva síntesis. Así, el caso de especiación de la mosca del vinagre estudiado por Dobzhansky y que se rechazaba como caso no válido «porque (...) el hecho resultó tener que ver

4 Sigo la definición apuntada por Laudan de «problema»: un problema es «cualquier cosa del mundo natural que nos sorprenda como extraña, o que necesita una explicación» y que está dada en un determinado contexto de indagación teórica (1977: 43).

con no sé qué parásito» (Margulis, 1998: 18) se vuelve perfectamente legítimo desde los supuestos de su teoría.

Por último, supone una hipótesis de trabajo cuyas ideas, de notable fertilidad y alto grado de innovación, pueden ser aplicadas en otros campos (Gontier, 2007). Este y otros ejemplos nos demuestran que su teoría nos permite una mayor operatividad o capacidad de «intervención» y trabajo y, por tanto, parece mejor que la nueva síntesis (Hacking 1987; Cartwright 1983).

IV. LA SIMBIOGÉNESIS Y LA MULTIPLICIDAD DE LAS UNIDADES DE SELECCIÓN

Como afirma acertadamente N. Gontier:

La simbiogénesis universal es el proceso por el cual se crean nuevas entidades como consecuencia de las interacciones entre (diferentes) entidades anteriormente existentes de manera independiente. Estas interacciones incluyen fusiones horizontales y las nuevas entidades que emergen debido a esto se llaman simbiontes. El proceso es irreversible y discontinuo (2007: 174-5).

Por tanto, en relación con las unidades de selección podemos decir que: uno, la simbiogénesis no concierne a los procesos de replicación ni, por tanto, a los replicadores, sino a los procesos de interacción y a los interactores. Dos, implica transferencia genética horizontal (e, incluso, adquisición directa de genomas) que lleva a cambios permanentes, irreversibles y discontinuos que son la base de los procesos evolutivos. Tres, que la simbiogénesis es una forma de «individualidad por incorporación» (Margulis, 1998: 43).

Desde este punto de vista, Margulis da un nuevo pilar de apoyo a la tradición darwiniana, haciéndola más amplia desde el punto de vista explicativo y salvando uno de sus obstáculos más destacados: la ausencia de formas intermedias (y, por tanto, la ausencia de pruebas del supuesto gradualismo evolutivo) en el registro fósil. Lejos de la creencia de Darwin según la cual la sola existencia de una forma de vida no gradual refutaría su teoría (Darwin 1859), la teoría simbiogenética justifica tanto la evolución, como la selección natural, prescindiendo del carácter gradual de los procesos evolutivos. Así pues, la existencia de formas de vida intermedias no es una condición necesaria para que la teoría de la evolución sea verdadera. Hay evolución, y la evolución tiene lugar por procesos no graduales de adquisición genómica.

En función de esto, la tesis que pretendo formular es la siguiente: que siempre que hay un proceso de fusión simbiogenética (y, habida cuenta de la teoría de Margulis, estos procesos son norma en la naturaleza), la selección natural estará actuando *simultáneamente* en al menos dos niveles a la vez. Por un lado, en el interior del nuevo organismo, al que nos hemos referido como simbiome, donde se estarán seleccionando determinados simbiontes y deter-

minados huéspedes, en función de los rasgos que porten y de que tales rasgos sean o no benéficos en relación a su medio inmediato. Por otro lado, en la relación que se establece entre el propio simbiome y su ambiente circundante.

Precisando algo más la hipótesis de la simultaneidad acuñaré dos términos nuevos para referirme a los dos niveles de selección señalados. En primer lugar, el nivel que denominaré *intraorganísmico*, por referencia a que sucede *dentro* del simbiome. En este nivel de interacción el medio o ambiente en relación al que producen los procesos selectivos es el simbiome mismo, y las unidades de selección son tanto el simbiote como el huésped. Podemos ver que ambos (simbiote y huésped) satisfacen los requisitos demandados por Lewontin (cláusulas 1-3) y Hull (individualidad lógica) y, por tanto, suponer que la selección natural favorecerá la perpetuación de aquellos que mejoren su eficacia en relación al simbiome. Los requisitos de dicha eficacia serán, suponemos, diferentes en cada simbiome: pueden consistir en reducción del número de genes de su ADN, mejorando así su eficacia energética, en la pérdida de ciertas funciones de reconocimiento proteico, en la aparición de cambios en el tipo de alimentación, etc.

En segundo lugar, el nivel *superorganísmico*, por referencia a la apreciación de Sapp sobre el papel y estatuto ontológico del simbiome. Este es el nivel de lo que sucede *fuera* del simbiome, es decir, en la relación de este con su ambiente próximo. En este ambiente próximo habrá presas, depredadores, condiciones climatológicas y un largo etcétera que beneficiarán la supervivencia de ciertos superorganismos en detrimento de otros. En este nivel el medio de interacción es el ambiente próximo del simbiome, considerado en sentido amplio (presas, depredadores, condiciones ambientales, etc.), y las unidades de selección son los simbiomes mismos, que satisfacen tanto los requisitos de Lewontin como el requisito de Hull para actuar como tales. La selección natural promoverá determinados aumentos de eficacia en el simbiome, los cuales vienen determinados por la relación de este con el medio y que, en ocasiones, pueden incluso estar en contra de las «mejoras» que se promuevan a nivel intraorganísmico (se ahondará en esta idea más adelante).

De este modo, y resumiendo la exposición anterior, el individuo C actuará al mismo tiempo como *ambiente* para la selección de A y B y como unidad que es seleccionada en relación al ambiente con el que interactúa (ver Fig. 1).

NIVEL DE INTERACCIÓN	MEDIO DE INTERACCIÓN	UNIDAD DE SELECCIÓN
Intraorganísmico (dentro del simbiome)	Simbiome	Organismos preexistentes

Superorganísmico (fuera del simbiome)	Entorno en sentido amplio (presas, predadores, etc.)	Simbiome
--	--	----------

Figura 1. Análisis de los niveles de interacción simultáneos y de los organismos que actúan como unidad de selección en cada uno de ellos. Como muestra el cuadro, el simbiome actúa ya como unidad de selección, ya como medio de interacción, según el nivel de selección que estemos considerando (intraorganísmico, superorganísmico).

La novedad ontológica de la teoría de Margulis consiste en afirmar la actuación de *al menos* dos procesos selectivos simultáneos en todo proceso de especiación. En este sentido, rompe con los modelos clásicos de la nueva síntesis, que consideraban la existencia de procesos de selección simultáneos como una excepción, como sucede en el célebre caso del alelo T en los ratones domésticos, estudiado por Lewontin y Dunn (1960) y aceptado por Williams (1966) como el único caso en que se podría hablar de selección a nivel de grupo. Se trata, por consiguiente, de una innovación ontológica que acarrearía serias consecuencias para los modelos científicos que se podrían construir. Al mismo tiempo, serviría como justificación de la dificultad existente para señalar unívocamente en qué nivel está actuando la selección natural, obligándonos a apostar por una *pluralidad* de niveles simultáneos. Esta pluralidad sería análoga a las apuestas que hacen Dupré (1996) y Alfredo Marcos (2009; Marcos & Folguera 2013) por una pluralidad de conceptos de «especie», según en qué campo de la biología estemos trabajando. Así pues, la mayor novedad reside en la capacidad de la teoría de Margulis para hacer de la necesidad virtud, ya que algo que se tornaba seriamente problemático para una determinada teoría científica se explica fácilmente desde los supuestos ontológicos de otra.

Ilustraré este problema con algunos ejemplos. Uno de los casos más conocidos de simbiosis es el que se produce entre los áfidos y la bacteria *Buchnera aphidicola*. Se trata de una simbiosis obligada, ya que los áfidos que son tratados con antibióticos para eliminar la bacteria acaban pereciendo. Las *Buchnera* que están en unión simbiótica con los áfidos han reducido considerablemente su número de genes, aunque aún conservan aquellos que intervienen en la producción de aminoácidos esenciales que son inexistentes en el floema que les sirve de alimento a los áfidos que las hospedan. De este modo, bacteria y artrópodo forman una unidad mutuamente benéfica y cuyo poder de supervivencia es consecuencia de dicha capacidad de unión. Este es un ejemplo de unión simbiótica con influencia evolutiva que ha sido ampliamente documentado (Van Ham *et. al* 2002; Sapp 2003, 2004; Moran 2006, 2007; Latorre & Moya 2013). Las consecuencias que tienen casos como este para el debate acerca de las unidades de selección son de máxima importancia

por dos razones: en primer lugar, porque la selección natural ha actuado en el interior de los áfidos, determinando la evolución de ciertas características en sus simbioses; en segundo lugar, porque la selección natural ha actuado en favor de aquellos áfidos capaces de unirse simbióticamente con las *Buchnera*, pues la simbiosis es obligada y no existen casos de áfidos que no presenten ese simbionte bacteriano. Ha habido, por tanto, selección natural intraorganísmica y superorganísmica.

En relación a la selección natural intraorganísmica, se ha favorecido la reducción del número de genes por parte de la bacteria. No obstante, se ha hecho necesaria la preservación de aquellos que intervienen en la síntesis de determinados aminoácidos esenciales que escasean en su ambiente próximo, esto es, en la dieta del áfido con el que se asocian. Dado que en el interior del áfido con el que establecen la simbiosis dichos aminoácidos son inexistentes, la selección natural habrá favorecido a aquellas *Buchnera* que conservasen la capacidad de síntesis de los mismos y, como contrapunto, perdiesen el resto de capacidades, que se volverían disfuncionales. La disfuncionalidad de dichas capacidades reside en el propio áfido, que puede proporcionarle a sus *Buchnera* el resto de sustancias que son requeridas en su dieta y poseer más material genético del necesario tiene un coste de mantenimiento elevado, por lo que la selección favorecerá a aquellos individuos que la reduzcan. En este caso, la unidad de selección es la *Buchnera*, pero no podemos decir que se trate de selección individual en sentido estricto, pues resulta cuanto menos dudoso calificar a la bacteria por sí misma como «individuo» en el sentido biológico del término, ya que no tiene capacidad para sobrevivir por sí sola, en ausencia de la unión simbiótica que se produce entre ella y el áfido. Se trata de selección a nivel intraindividual, a nivel de determinadas células cuya supervivencia se ve favorecida (o, en otros casos, perjudicada) en función de la posesión de determinados rasgos muy concretos. En el caso de la *Buchnera*, tales rasgos serán: uno, la capacidad de sintetizar aminoácidos esenciales ausentes en su medio y, dos, la capacidad de reducir su material genético a la mínima expresión, es decir, reducirlo para que conserve únicamente la capacidad de fabricar tales aminoácidos esenciales y conserve la capacidad de replicación.

Por otro lado, en relación con la selección de los simbiotes, la selección natural puede actuar o bien en el mismo sentido que actúa la selección de las *Buchnera*, o bien en sentido contrario. En el caso estudiado, debido a que se trata de una simbiosis obligada cuya historia se remonta a hace aproximadamente 180 millones de años, parece claro que la selección natural favoreció a aquellos áfidos que conservaron la *Buchnera* y, en concreto, ciertos tipos de *Buchnera*. Pero esto no tendría por qué ocurrir así. Podría ser que, si bien la selección natural que actúa en el nivel de la *Buchnera* favorece a aquellas bacterias que reducen su número de genes, mientras que en el nivel de interacción del sim-

biome con su medio próximo tales características se vean desfavorecidas por, pongamos por caso, un período en que no escaseen dichos aminoácidos sino que escaseen los glúcidos necesarios para preservar al áfido con vida. En una situación tal, el coste de mantener con vida a las *Buchnera* puede ser elevado, y la tasa de supervivencia de aquellos que portan las bacterias puede verse mermada o reducida a nivel del simbiome. Por tanto, el proceso selectivo que se produce en el nivel del simbiome puede ser contrario al proceso selectivo que se produce dentro del mismo, es decir, a nivel de la asociación del simbiote y el huésped.

Lo relevante de este caso es que la teoría de Margulis entraña la necesidad de que en todo proceso selectivo la selección natural esté actuando, *como mínimo*, en dos niveles. Si todo proceso de especiación es, como ella plantea, una consecuencia de la asociación simbiótica de dos individuos previamente existentes que pierden su individualidad para generar un tercero –de ahí que ella misma lo califique de «individualidad por incorporación»–, entonces la pluralidad de procesos de selección es una característica intrínseca en la naturaleza de todo ser vivo. Esta visión choca completamente con la visión tradicional de la biología que, al estudiar los procesos selectivos, consideraba que la simultaneidad era la excepción y que, en la mayor parte de los casos, la selección natural actuaba únicamente en un nivel. Así pues, la teoría implica un cambio ontológico severo en relación al problema de las unidades de selección y, dado que la ontología que acompaña nuestras teorías científicas constriñe los métodos aplicables (Laudan 1984: 62), los cambios metodológicos se hacen inevitables.

En el caso concreto del estudio del problema de las unidades de selección, proliferará el uso de antibióticos para estudiar los tipos de simbiosis y los ritmos evolutivos. Es posible que la utilización de antibióticos se transforme en una condición previa e indispensable para cualquier proceso en que se estudie la reacción de un determinado ser vivo a unas condiciones extremas.

Por otro lado, se produce un cambio en el lugar en que los científicos deben «buscar» los eventos de especiación. Como señalaba Kuhn, las teorías científicas «suministran a los científicos no solo un mapa, sino también algunas de las directrices esenciales para levantar mapas» (1962: 210). Así pues, la teoría de Margulis suministra el modo de «buscar» determinados hechos que, en gran medida, es contraria al modo de buscar tales hechos defendida por la nueva síntesis. No se trata ya de buscar las pequeñas mutaciones que condicionan (y determinan) la transformación de los reptiles en aves, ni tampoco de buscar en el registro fósil las formas intermedias entre ambos. Las formas intermedias no tienen por qué existir, ya que el paso de reptiles a aves pudo haber sido discontinuo, así que no encontrarlas no debe suponer un fallo de nuestro sistema teórico. Ahora bien, de lo que sí se trata es de, siguiendo la

heurística del programa de investigación, anticiparnos a los hechos y buscarlos por medio de nuestra experimentación, siguiendo los métodos concretos que entrañan nuestras teorías.

No obstante, pese al entusiasmo que su teoría pueda despertar, no hemos de olvidar que aún queda mucho por probar y muchos nuevos experimentos que realizar y casos que documentar. Sin embargo, podemos seguir la guía de Lakatos para dirigir la política de investigación científica:

No podemos eliminar un programa de investigación en crecimiento simplemente porque, por el momento, no ha conseguido superar a su poderoso rival. No deberíamos abandonarlo si constituyera (...) un cambio progresivo de problemática. Y ciertamente debemos considerar a un hecho que acaba de ser reinterpretado como un hecho nuevo (...). Mientras un joven programa de investigación pueda ser reconstruido racionalmente como un cambio progresivo de problemática debe ser protegido durante un tiempo de su poderoso rival establecido (1970b: 94-5).

V. CONCLUSIÓN: ALGUNAS IMPLICACIONES DE LA TEORÍA ENDOSIMBIOTE

El análisis que se ha realizado del trabajo de Margulis tiene serias implicaciones que están canalizadas en tres frentes diferentes: en primer lugar, en el ámbito de la propia biología; en segundo lugar, en el campo de la filosofía de la biología; en tercer y último lugar, en el ámbito más general de la filosofía de la ciencia.

En relación a la biología, la teoría de Margulis supone un duro revés para la tradición neodarwinista. Como se ha mostrado, su teoría niega la eficacia macroevolutiva que los defensores de la nueva síntesis confieren a la idea de las pequeñas mutaciones graduales. Según Margulis, los eventos de especiación no son fruto de la acumulación de pequeños cambios genéticos que son seleccionados positivamente, sino resultado de la adquisición de grandes fragmentos genéticos o, incluso, de genomas completos por medio de la simbiosis. Esta idea supone una gran novedad en el campo de la biología, generando una auténtica revisión de las ideas que han sido tenidas por ciertas en las últimas ocho décadas. Asimismo, obliga a desarrollar nuevas técnicas y métodos de investigación, abriendo por tanto un nuevo programa de trabajo.

Por otro lado, sus planteamientos redefinen debates tradicionales de la filosofía de la biología. El actual trabajo es un ejemplo de tal redefinición: el problema de las unidades de selección debe ser redefinido en nuevos términos y se hace necesaria (o, más bien, obligada) la introducción de nuevos conceptos para tratarlo, como son el concepto de «simbiome» o la jerarquía que nos permite distinguir entre el nivel intraorganísmico y el nivel superorganísmico. Además, se sugieren diversas alteraciones que tienen lugar en relación a otras

disputas: la disputa acerca de la idea de especie, la modificación en el concepto de individuo biológico, etcétera.

Finalmente, la evaluación de la teoría de Margulis y su carácter progresivo sirve como sanción de las filosofías de la ciencia de carácter historicista como los enfoques de Imre Lakatos y Larry Laudan. Como insistía el propio Lakatos, las reconstrucciones racionales de algunos ejemplos de estudios científicos deben servir a favor de determinadas filosofías de la ciencia y en detrimento de otras (1970a). Este trabajo viene a apoyar tanto su enfoque como en de Laudan, debido a la importancia que se concede a los compromisos ontológicos y metodológicos que acompañan a la nueva propuesta biológica. Creo que solo un análisis como el presentado sirve para dar cuenta del carácter progresivo de la propuesta de Margulis, así como para favorecer una política de investigación que no sea estrecha de miras y tienda a beneficiar al programa de investigación actualmente más desarrollado. Los planteamientos de Margulis se muestran sugerentes y capaces de mostrar rendimientos en el futuro, por lo que no debe dejar de apoyarse la investigación en dicho ámbito. No obstante, la operatividad que se consiga será quien tenga la última palabra (Hacking 1987, Cartwright 1983).

AGRADECIMIENTOS

Agradezco formalmente a las siguientes instituciones por hacer posible esta publicación: Ministerio de Economía y Competitividad del Gobierno de España (proyecto FFI2012-38908-C02-01) y Gobierno del Principado de Asturias (ayuda SV-PA-13-ECOEMP-27). Asimismo, agradezco a David Alvargonzález, Omar Guerra, Armando Menéndez Viso y Luis M. Valdés Villanueva por la ayuda prestada para la redacción de este artículo.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Avise, J. C. (1991): Ten unorthodox perspectives on evolution prompted by comparative population genetic findings on mitochondrial DNA, *Annual Review of Genetics* 25: 45-69.
- Brandon, R. N. (1982): The levels of selection, *Proceedings of the Philosophy of Science Association* 1: 315-23.
- Brandon, R. N. (1988); Levels of selection: A hierarchy of interactors, in H.C. Plotkin (ed.): *The role of behaviour in evolution*, MIT Press: 51-71.
- Brown (1985): W. M. (1985): The mitochondrial genome of animals, in R. J. MacIntyre (ed.): *Molecular evolutionary genetics*, Plenum: 95-130.
- Brucker, R. M. & S. R. Bordenstein (2012): Speciation by symbiosis, *Trends in Ecological Evolution* 27, 8: 443-51.
- Carrapiço, F. (2006): The origins of life and the mechanisms of biological evolution,

- Proc. Of SPIE 6309*, Instrument, Methods and Missions for Astrobiology IX, 63090O-1 (September 2006).
- Carrapiço, F. (2010): How symbiogenic is evolution? *Theory Bioscience* 129: 135-9.
- Cartwright, N. (1983): *How the laws of the physics lie*, Oxford, Oxford University Press.
- Darwin, Ch. (1859): *On the origin of species by means of natural selection*, London, Murray [ed. cast. *El origen de las especies*, Madrid, Espasa Calpe, 2009.]
- Dawkins, R. (1976): *The Selfish Gene*, New York, Oxford University Press [ed. cast. *El gen egoísta*, Barcelona, Salvat, 2000.]
- Dawkins, R. (1982): *The extended phenotype*, Oxford, Oxford University Press, 2001.
- Dennett, D. C. (1995): *Darwin's dangerous idea*, New York, Simon & Schuster [ed. cast. *La peligrosa idea de Darwin*, Barcelona, Galaxia Gutenberg, 1999.]
- Diéguez, A. (2012): *La vida bajo escrutinio*, Madrid, Biblioteca Buridán.
- Dupré, J. (1993): *The disorder of things*, London, Harvard University Press, 1996.
- Eldredge, N. (1985): *Unfinished synthesis*, New York, Oxford University Press [ed. cast. *Síntesis inacabada*, Madrid, Fondo de Cultura Económica, 1997.]
- Eldredge, N. & S. J. Gould (1972): Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism, in Schopf, Th. J. M. (ed.) *Models in paleobiology*, Freeman Cooper and Co.: 82-115.
- Gontier, N. (2007): Universal symbiogenesis: An alternative to universal selectionist accounts of evolution, *Symbiosis* 44: 167-81.
- Gould, S. J. (1980): Is a new and general theory of evolution emerging? *Paleobiology* 6, 1: 119-30.
- Gould, S. J. & N. Eldredge (1977): Punctuated equilibria: The tempo and mode of evolution reconsidered, *Paleobiology* 3, 2: 115-151.
- Griesemer, J. (2000): The units of evolutionary transition, *Selection* 1: 67-80.
- Hacking, I. (1987): *Representing and intervening*, Cambridge, Cambridge University Press.
- Hull, D. (1980): Individuality and selection, *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 11: 311-32.
- Hull, D. (1988): *Science as a process*, Chicago, University of Chicago Press.
- Kuhn, T. S. (1962): *The structure of scientific revolutions*, Chicago, University of Chicago Press [ed. cast. *La estructura de las revoluciones científicas*, Madrid, Fondo de Cultura Económica, 2006.]
- Lakatos, I. (1970a): History of science and its rational reconstructions, *PSA: Proceedings of the Biennial Meeting of the Philosophy of Science Association* 1970: 91-136 [ed. cast. *Historia de la ciencia y sus reconstrucciones racionales*, Madrid, Tecnos, 1987]
- Lakatos, I. (1970b): Falsification and the methodology of scientific research programs, in I. Lakatos & A. Musgrave (ed.): *Criticism and the growth of knowledge*, New York, Cambridge University Press [ed. cast. La falsación y la metodología de los programas de investigación, en *La metodología de los programas de investigación científica*, Madrid, Alianza, 1983: 17-133]
- Latorre, A. & A. Moya (2013): The role of symbiosis in evolution, *Evolution from the Galapagos* 2: 63-70.

- Laudan, L. (1977): *Progress and its problems*, California, University of California Press [ed. cast. *El progreso y sus problemas*, Madrid, Encuentro, 1986.]
- Laudan, L. (1984): *Science and values*, London, University of California Press, 1992.
- Lewontin, R. & L. Dunn (1960): The evolutionary dynamics of a polymorphism in the house mouse, *Genetics* 45: 705-22.
- Lewontin, R. (1970): The units of selection, *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 1: 1-18.
- Lloyd, E. (2012): Units and levels of selection, in *The Stanford Encyclopedia of Philosophy*.
- Marcos, A. (2009): El concepto de especie en la biología evolucionista: polémicas actuales, en W. J. González (ed.): *Evolucionismo: Darwin y enfoques actuales*, La Coruña, Netbiblio.
- Marcos, A. & G. Folguera (2013): La extensión de la síntesis biológica y sus implicaciones para la noción de especie, *Contrastes. Revista internacional de filosofía*: 69-82.
- Margulis, L. (1970): *Origin of eukaryotic cells: evidence and research implications*, Yale University Press.
- Margulis, L. (1998): *Symbiotic planet*, New York, Basic books [ed. cast. *Planeta simbiótico*, Madrid, Debate, 2002.]
- Margulis, L. & R. Fester (1991): *Symbiosis a source of evolutionary innovation*, Massachusetts, MIT Press.
- Margulis, L. & D. Sagan (1987): *Microcosmos*, New York, HarperCollins [ed. cast. *Microcosmos*, Barcelona, Tusquets, 2005.]
- Margulis, L. & D. Sagan (2002): *Acquiring genomes*, New York, Perseus Books Group [ed. cast. *Captando genomas*, Barcelona, Kairós, 2003.]
- Maynard Smith, J. (1958): *The theory of evolution*, London, Penguin Books [ed. cast. *La teoría de la evolución*, Madrid, Hermann Blume, 1984.]
- Moran, N. A. (2006): Symbiosis, *Current Biology* 16, 20: R866-71.
- Okasha, S. (2006): The levels of selection debate: Philosophical issues, in A. Rosenberg & R. Arp (ed.): *Philosophy of biology*, Wiley-Blackwell: 327-34.
- Rand, D. M. (2001): The units of selection on mitochondrial DNA, *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 32: 415-48.
- Sagan, L. (1967): On the Origin of mitosing cells, *Journal of Theoretical Biology* 14: 225-274.
- Sapp, J (1994): *Evolution by association. A history of symbiosis*, New York, Oxford University Press.
- Sapp, J. (2003): *Genesis: the evolution of biology*, New York, Oxford University Press.
- Sapp, J. (2004): The dynamics of symbiosis: an historical overview, *Canadian Journal of Botany* 82: 1046-56.
- Sober, E. (1993): *Philosophy of biology*, New York, Westview Press [ed. cast. *Filosofía de la biología*, Madrid, Alianza, 1996.
- Sober, E. & D. S. Wilson (1994): A critical review of philosophical work on the units of selection problem, *Philosophy of Science* 61, 4: 534-55.
- Stanley, S. (1975): A theory of evolution above the species level, *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 72: 646-50.

Van Ham, R. C. H. J. *et. al.* (2002): Reductive genome evolution in *Buchnera aphidicola*, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100, 2: 581-86.

JAVIER SUÁREZ, Universidad de Oviedo, vinculado al proyecto FFI2012-38908-C02-01, investigador principal Luis M. Valdés

Línea de investigación: Filosofía de la Ciencia y Filosofía de la Biología.

Dirección Postal:

C/ Teniente Alfonso Martínez s/n,
Facultad de Filosofía y Letras
Departamento de Lógica y Filosofía de la Ciencia
Oviedo, E33011

Dirección de correo electrónico: jsuar3b@gmail.com