

La extensión de la síntesis biológica y sus implicaciones para la noción de especie

GUILLERMO FOLGUERA

guillefolguera@yahoo.com.ar / CONICET/ Universidad de Buenos Aires / Instituto de Investigaciones Filosóficas; Facultad de Filosofía y Letras/ Ciudad Autónoma de Buenos Aires (Argentina)

ALFREDO MARCOS

amarcos@fyl.uva.es / Universidad de Valladolid / Departamento de Filosofía; Plaza del Campus / 47011 Valladolid (España)

Resumen

El debate sobre la noción de especie se viene produciendo en dos planos. En el plano conceptual y en el ontológico. Respecto del primero, se han analizado las ventajas y desventajas de diversos conceptos de especie (biológico, fenético, ecológico, filogenético...). En el plano ontológico se discute si las especies son clases, individuos o algún otro tipo de entidad. Ambos debates han estado marcados durante casi medio siglo por el puesto central que ocupaba el nivel genético. Con la extensión de la síntesis biológica producida en las dos últimas décadas, el gen empieza a perder el lugar central y privilegiado que ocupaba, como causa y explicación de todo fenómeno biológico. Comenzamos ahora a reconocer la importancia ontológica y causal de otros niveles de la jerarquía biológica. Pensamos que este cambio de perspectiva afectará al debate sobre la noción de especie, tanto en el plano conceptual como en el ontológico. Todavía no estamos en disposición de ofrecer conclusiones cerradas, pero sí de vislumbrar el rumbo que tomará de ahora en adelante el debate de las especies. Estimamos probable que tengamos que convivir indefinidamente con una pluralidad de conceptos de especies. Y en el plano ontológico proponemos un tipo de pluralismo no homogéneo, con reconocimiento de entidad y fuerza causal a los diversos niveles de organización biológica, desde el gen hasta el ecosistema, incluyendo posiblemente la especie, pero no otorgándoles el mismo peso a cada uno.

Palabras claves: concepto biológico de especie, gen, especie como individuo.

Extension of biological synthesis and its implications to the notion of species

Abstract

The debate on the notion of species has been occurring in two realms: conceptual and ontological. Regarding the former, the biologists have analyzed the advantages and disadvantages of various concepts of species (biological, phenetic, ecological, phylogenetic...). In the ontological realm, biologists and philosophers have discussed whether species are classes, individuals or some other entity. For nearly half a century, both debates have been marked by the prominent role of the genetic level. With the extension of the biological synthesis produced in the last two decades, the gene begins to lose its privileged place as cause and explanation of every biological phenomenon. We now begin to recognize the importance of other ontological and causal levels along the biological hierarchy. We think that this change of perspective will affect the debate on the notion of species, both in the conceptual and ontological realms. We are not yet able to offer definitive conclusions, but we will shine a light on the future direction of the debate on the notion of species. We estimate that we have probably to live indefinitely with a plurality of concepts of species. And, regarding the ontological plane, we would propose a non-homogeneous pluralism. Probably we will be forced to recognize causal force and ontological weight to entities of various levels, from the gene to the ecosystem, possibly including species, although not according the same weight to each one.

Keywords: biological concept of species, gen, species as individual.

I. Introducción

Desde la década de 1930 se originó y consolidó la denominada teoría sintética de la evolución, conjunto teórico de gran importancia dentro de la biología contemporánea. Sus componentes fueron aportados, principalmente, a partir de investigaciones de fuerte influencia mendeliana y darwiniana. En particular, las dos subdisciplinas que

contribuyeron en mayor medida a la síntesis biológica fueron la genética clásica y la genética de poblaciones. Entre los pilares de la síntesis pueden señalarse -siguiendo a Douglas Futuyma (1998)- el acento en los mecanismos microevolutivos para dar cuenta de la diversidad de lo viviente, la consideración del azar como fuente de variabilidad primaria a través de la deriva génica, el rol prioritario de la selección natural como mecanismo evolutivo y la consideración de que los cambios en la evolución son principalmente de tipo gradual.

Sin embargo, desde los finales de la década de 1960 algunas de las propuestas de la síntesis biológica comenzaron a ser profundamente revisadas. En este trabajo, nos centraremos en los cuestionamientos que surgieron respecto al denominado “centrismo del gen”, que incluyó entre otros aspectos, su consideración como unidad fundamental de herencia y de información biológica. En particular, nuestro análisis pretende problematizar las implicaciones de dichas modificaciones teóricas para la especie biológica, tanto respecto a su conceptualización como en lo referido a su ontología. Con este fin, en la próxima sección realizaremos unas primeras consideraciones respecto al concepto de especie en el marco de la biología evolucionista.

II. Pluralidad en el concepto de especie

Para Platón una especie (*eidos*) sería un tipo, una Idea, cuya existencia es inmutable y eterna. Este concepto de especie resulta inadecuado para los vivientes, precisamente por su carácter estático. Aristóteles criticó por ello la noción platónica de especie en su tratado *Sobre las partes de los animales* (Aristóteles 2010). Lo importante del pensamiento aristotélico sobre la especie es que deja ya planteado el difícil problema de las relaciones entre la especie como clase lógica y la especie como principio físico que interviene en la generación.

El concepto de especie con el que se enfrentó Darwin es el de Linneo y los naturalistas de los siglos XVIII y primera mitad del XIX, no el de Aristóteles. Entre otras cosas, porque el concepto de especie del XVIII está ya pensado sobre un trasfondo “evolucionista”, cosa que no ocurre con el de Aristóteles. Entre Aristóteles y Linneo el concepto de especie ha pasado por diversas vicisitudes. No podemos olvidar la polémica

medieval sobre los universales, con las posiciones de realistas y nominalistas (Cf. Stamos 2003, Richards 2010).

Darwin empleó el concepto de especie con un sentido distinto del que tenía en los naturalistas precedentes, pero no dio una definición explícita del mismo. Esta fue una tarea que legó a sus sucesores. Durante el siglo XX, la reflexión sobre el concepto de especie sólo se dio a partir del establecimiento de la teoría sintética de la evolución. En una primera aproximación resulta claro que el criterio que más se ha generalizado es el denominado *concepto biológico de especie* (Cf. Mayr 1963, Dobzhansky 1970). Este concepto se centra en la idea de que las especies son poblaciones mendelianas máximas, es decir, comunidades reproductoras aisladas reproductivamente del resto. Sin embargo, el criterio biológico ha presentado diversas limitaciones y problemas. Por ejemplo, es obvio que la categoría de especie así definida no es aplicable a organismos que carezcan de reproducción sexual, los cuales representan la mayor parte de los organismos sobre la Tierra. También resulta de difícil aplicación en casos particulares, tales como especies en anillo (*ring species*) y los fenómenos de hibridación (Futuyma 1998).

Por estas y otras dificultades, numerosos conceptos de especie alternativos fueron desarrollados y adoptados en el seno de la comunidad académica. Sin pretensión de exhaustividad veamos algunos de ellos. Por ejemplo, Van Valen (1976) elaboró el *concepto ecológico de especie*, según el cual cada especie es un linaje que ocupa una zona adaptativa o nicho ecológico, que evoluciona separadamente. A su vez, han aparecido otros conceptos de especie que hacen énfasis en los aspectos morfológicos (Cf. también Sokal y Crovello 1992), tal como el *concepto fenético de especie*, que está en la base de la taxonomía fenética, también llamada numérica. Dichos conceptos presentan, entre una de sus máximas ventajas, la de su gran operatividad. Además, los paleontólogos e investigadores de la filogénesis estipularon el *concepto evolutivo de especie*, útil para la determinación de especies sobre la base de restos fósiles. Una especie evolutiva, según Simpson (1963), es un linaje que evoluciona separadamente de otros, con funciones y tendencias propias en el curso de la evolución. Por su parte, Cracraft (1992) adopta también una perspectiva diacrónica. Propone un *concepto filogenético de especie*. Para él una especie es un linaje cuyos miembros comparten un único conjunto de nuevas características evolutivas. También por relación a la definición clásica de Mayr podemos entender la de Paterson (1992). Esta vez no por contraposición sino más bien por desarrollo. Paterson desarrolla el llamado concepto de

especie según pautas de reconocimiento (*the recognition species concept*). Los organismos que pueden reconocerse mutuamente como pareja reproductiva pertenecen a la misma especie.

Sin embargo, más allá de la diversidad presente, cierto es que el concepto biológico de especie ha ocupado un lugar prioritario en la biología contemporánea. Esta prioridad tiene importantes vínculos con el ámbito genético. Veamos. Desde esta perspectiva, lo más “propio” de las especies es su constitución genética, siendo así que los organismos de una misma especie comparten un *pool* génico, que podría desencadenar la aparición de un proceso de especiación a partir de una interrupción en el flujo génico. De este modo, es claro que el ámbito genético es el que actúa como el elemento clave en la conformación de identidad de la especie biológica.

III. Las especies biológicas y su ontología

El estatuto ontológico de las especies, o dicho de otra manera, qué tipo de entidades son, también ha constituido un tema de debate en el siglo pasado, al menos desde la década de los setenta. Tradicionalmente las especies han sido pensadas como *clases*, pero recientemente Hull y Ghiselin han propuesto considerar las especies como *entidades individuales* (Cf. Ghiselin 1974, 1987, 1997). Este movimiento tiene indudables ventajas (Cf. Hull 1976, 1978, 2001): por ejemplo, dota de realismo a la noción de especie. Sin embargo, la tesis de las especies como individuos (*species as individuals thesis*) no carece de problemas, por ejemplo los relacionados con la propia caracterización de lo que es un individuo.

¿Qué se entiende por ‘individuo’ en este contexto? Al respecto, Ghiselin sugiere que los individuos son:

“Entidades a diversos niveles de organización que pueden funcionar como unidades de selección si poseen la clase de organización que exhiben de manera ostensible los organismos; y tales unidades de selección son individuos, no clases (...) la individualidad «va de un nivel a otro, y con ella se traslada al nivel en que puede haber selección»” (Ghiselin en Gould, 2004: 123)

De modo complementario, Hull (1980) señala que los individuos son entidades localizadas espacio-temporalmente, que presentan un comienzo y un final en el tiempo. Durante ese lapso, el individuo debe estar bien integrado (“*well-integrated*”; Hull, 1980).

Por otro lado, Gould y Lloyd (1999) señalan que entre los criterios que deben cumplir las entidades para ser consideradas como individuos aparecen la capacidad de generar descendencia, la herencia de la información biológica y que “esos individuos evolutivos deben funcionar como interactores con el ambiente” (Gould y Lloyd, 1999: 11906). De este modo, pueden reconocerse diferentes requisitos para la individualidad, tales como la cohesividad, heredabilidad y reproductividad, entre otros. No es nuestro objetivo aquí presentar un panorama de las discusiones que se han dado respecto a dichos criterios y a la necesidad o no de su aceptación. Se trata más bien de entender cómo estos criterios pueden resultar afectados por las modificaciones conceptuales que han ocurrido en los últimos años. Por ello, en la próxima sección, avanzaremos en la presentación de los cambios teóricos que involucran alteraciones relativas a la noción de gen.

IV. La extensión de teoría sintética y la crítica al centrismo del gen

¿En qué consiste actualmente la extensión de la síntesis biológica? Antes de avanzar, advertimos que en nuestro recorrido restringiremos la indagación a aquellas alteraciones de la noción de gen que resulten significativas a los fines de investigar las modificaciones conceptuales y ontológicas de la especie. A su vez, es importante señalar que en la actualidad no hay total acuerdo en el seno de la comunidad científica y filosófica respecto a la respuesta al interrogante previo.

Tal como adelantamos, desde la perspectiva de la síntesis biológica, el ámbito genético fue el principal componente explicativo para dar cuenta de las variaciones sincrónicas y diacrónicas del fenotipo. Sin embargo, aún dentro de la propia síntesis biológica, este rol central admitió matices relevantes. Por ejemplo, pudo percibirse que la expresión del componente genético mostraba importantes variaciones en función del ambiente en el que vive el organismo, dando lugar a la inclusión del componente de la

interacción genotipo x ambiente dentro de los propios modelos de la genética cuantitativa. En los últimos años, los estudios de plasticidad fenotípica han ocupado un lugar muy destacado dentro de las indagaciones evolucionistas (ver por ejemplo C. D. Schlichting, M. Pigliucci).

A su vez, resulta pertinente señalar cómo en dichos modelos, todos aquellos factores que no incluían elementos genéticos, fueron entendidos como *ruido* del desarrollo (*developmental noise*). Cabe destacar en esta terminología un aspecto: la elección del término de *ruido* no es de menor importancia, en la medida en que el *ruido* es considerado como un *mero* obstáculo de la determinación genética. En una primera instancia se señaló que el *ruido del desarrollo* tenía un efecto menor en cuanto a la determinación del fenotipo. Sin embargo, su influencia fue siendo considerada como más significativa dentro de la propia síntesis biológica en el intento de explicar la diversidad fenotípica. Por ejemplo, Hedrick (2000) reconoce que existen problemas para dar cuenta de la diversidad de lo viviente, manifiesta en la naturaleza, a partir únicamente de modelos generados en el laboratorio. Una posición similar es asumida por Griffith y colaboradores, quienes señalan que “siempre queda alguna incertidumbre respecto del fenotipo exacto que resultará de cualquier genotipo dado” (Griffith *et al* 1998, p. 17). A su vez, agregan que las “relaciones del genotipo con el fenotipo en la naturaleza son casi siempre uno-a-muchos más que uno-a-uno. Esto explica la rareza de clases fenotípicas discretas en las poblaciones naturales.” (Griffith *et al* 1998, p. 19).

Otra de las críticas más significativas a los modelos de determinación genética, se centraba en su grado de aplicabilidad. Por ejemplo, Sober señala que: “...los modelos idealizados en la biología evolutiva, los modelos deterministas son falsos debido a que ellos asumen que las poblaciones que están siendo descritas contienen infinitos organismos individuales.” (E. Sober 2009, p. 156). En un sentido similar, Schlichting y Pigliucci (1998) cuestionan tanto la relevancia como la aplicabilidad de algunos supuestos de los modelos de la genética cuantitativa, tales como el tamaño poblacional infinito, la constancia de ciertos parámetros genéticos y la menor consideración de la variación epistática y/o de la interacción genotipo x ambiente (Schlichting y Pigliucci 1998).

Por otro lado, los cuestionamientos a un tipo de relación uno-a-uno entre el genotipo y el fenotipo también motivaron, entre otros cambios, el origen de una nueva área de investigación: la genómica. Cabe recordar que la genómica se propuso indagar las interacciones epistáticas a escalas genómicas. Sin embargo, los nuevos análisis continuaron centrándose en el propio ámbito genético, aunque focalizándose en las redes génicas a la vez que identificando sus interacciones dentro de los genomas (M. Purugganan 2010).

A partir de aproximadamente la década de 1990, se originó una nueva área del conocimiento denominada biología evolutiva del desarrollo (EvoDevo) que no sólo intentó otorgar mayor relevancia a la ontogenia, sino que también buscó una integración teórica entre el desarrollo y la evolución de los organismos. Pese a tener un “objeto de estudio” de gran antigüedad, EvoDevo presentó un abordaje novedoso mediante indagaciones realizadas en las áreas genético moleculares (Amundson 2005). Si el genotipo no logra ser el elemento explicativo principal del fenotipo, los mecanismos propuestos generadores de variabilidad genotípica no consiguen tampoco dar cuenta del origen de la variabilidad fenotípica. De este modo, algunas de las teorías de EvoDevo estuvieron básicamente dirigidas a dar cuenta del origen de la variación fenotípica, lo que, según algunos investigadores, ha representado “la principal incompletitud de la teoría evolutiva” (M. W. Kirschner, J. C. Gerhart, p. 276). En principio, este hiato dio origen a análisis diversos, siendo uno de los principales el “encendido” de genes en diferentes etapas del desarrollo. Entre las principales conclusiones conceptuales que se han establecido desde esta perspectiva aparece la consolidación de un *desacople* (al menos parcial) entre la evolución fenotípica y la genética, negando así cualquier posibilidad de una relación lineal entre ambos niveles. De este modo, la correlación genotipo-fenotipo no puede ser supuesta, sino que necesariamente debe ser verificada para cada caso.

Otra de las nociones de gran influencia acerca de la relación genotipo-fenotipo fue la de epigénesis. Cabe señalar que el término epigénesis ha sido utilizado en sentidos diversos (E. Jablonka, M. Lamb 2007). Por ejemplo, Scott Robert (2005) distingue dos sentidos diferentes de epigénesis. El primero, más general, es entendido como el estudio de los mecanismos responsables del desarrollo ontogenético. El segundo, con herencia directa de Waddington (1968-72), incluye las interacciones

causales entre los genes y sus productos. Durante la década de 1990 comenzó a reconocerse que en algunos casos estas variaciones epigenéticas podrían pasar de una generación a otra, dando origen a la denominada herencia epigenética. Desde esta perspectiva, por ejemplo Griesemer señala que los “sistemas con la misma secuencia nucleotídica pueden tener estados epigenéticos diferentes y transmisibles” (J. Griesemer, p. 107). Evidentemente, la noción de epigénesis como nuevo sistema de herencia le otorga importancia (aún mayor) a los efectos del ambiente, a la vez que reduce la injerencia del ámbito genético en la determinación del fenotipo. Así, “todos esos sistemas [de herencia] permiten que determinadas consecuencias de la interacción entre los organismos y su ambiente sean incorporadas en y mantenidas dentro de los sistemas de información portadores, y la información será transmitida a futuras generaciones.” (E. Jablonka, M. Lamb, E. Avital , 1998, p. 206). Ciertamente es que la aceptación de los sistemas de herencia extragenéticos es aún terreno de debates y disensos, pero dicha aceptación ha crecido clara y paulatinamente en la comunidad académica durante los últimos años y actualmente no es considerada una excepción (Jablonka y Lamb 2007). De este modo, el análisis de los sistemas de herencia epigenética ofrece una conceptualización de diferentes niveles quitándole la “exclusividad” al gen, no sólo como la única unidad de información, sino también respecto a su rol central como el “responsable” de las semejanzas y diferencias a través de las generaciones.

V. La extensión de la síntesis y las implicaciones para el concepto de especie

Implicaciones conceptuales

Consideradas en su conjunto, todas estas alteraciones parecieran tener implicaciones no sólo respecto a la noción de determinismo genético sino también, lo que parece ser aún más significativo, respecto de todo un programa de investigación. ¿Qué implicaciones podrían tener dichos cambios? Quizás una de las respuestas a este interrogante esté dada, parafraseando a Jablonka, en la idea de establecer el *fenotipo como punto de partida* y el *genotipo como sólo uno de los posibles puntos de llegada* (E. Jablonka 2006). Así, desde esta nueva perspectiva, el gen (el ambiente genético) es

sólo uno de los posibles elementos explicativos de las variaciones fenotípicas, debiendo verificarse su influencia sobre cada variante fenotípica analizada.

Otro de los cambios conceptuales puede reconocerse en los modelos de especiogénesis. Recordemos que los estudios realizados en los últimos años respecto a los sistemas de herencia epigenéticos generan la posibilidad de considerar procesos especiogénicos que no estén originados necesariamente por cambios en la secuencia genética. De este modo, aún cuando ocurran efectivamente los cambios en la secuencia de ADN, estos podrían estar precedidos por estímulos ambientales que induzcan alteraciones biológicas heredables. De este modo, en la versión extendida de la síntesis biológica son considerados mecanismos de aislamiento -tanto precigóticos como postcigóticos- que no incluyen necesariamente variaciones en la secuencia génica (Jablonka y Lamb 2010). Cabe señalar que lo mencionado no implica que sean descartados todos los mecanismos de especiación sobre los que tanto se ha escrito, desde la biología como desde la filosofía, aunque sí obligaría a reconocer que las discontinuidades genéticas podrían no ocupar un lugar prioritario ni cronológica ni conceptualmente. De este modo, desde la perspectiva de la extensión de la síntesis se realiza una profunda crítica al “lugar” central ocupado por el ámbito genético antes señalado (Sarkar 1998): queda alterado el lugar central de la dimensión genético molecular en la conceptualización de la especie, y disminuido su lugar prioritario dentro de los procesos de especiación.

Implicaciones ontológicas

A partir de las modificaciones conceptuales desarrolladas, el objetivo de este apartado es analizar algunas de las posibles implicaciones ontológicas de la extensión de la síntesis para las especies biológicas. En principio, dada la pérdida de prioridad del ámbito genético molecular a partir de la consideración de una relación no lineal genotipo-fenotipo y de los sistemas de herencia extragenéticos, uno de los elementos que rápidamente deben ser reconocidos es el fuerte cuestionamiento a las propuestas reduccionistas ontológicas que formaron parte de la síntesis biológica. Si bien este cuestionamiento dista de ser totalmente aceptado dentro de la comunidad científica, parece estarse consolidando su aceptación y, con ella, la reivindicación de la ontología

de las entidades biológicas correspondientes a los niveles superiores de las jerarquías biológicas.

Ahora bien, cuestionados los aspectos reduccionistas ontológicos y reivindicados los abordajes jerárquicos, veamos otras implicaciones sobre la ontología de las especies. En una primera aproximación, pueden encontrarse algunas líneas de continuidad respecto de la propuesta de la síntesis biológica. Una de ellas refiere al doble aspecto que continúa presentando la especie: el morfológico y el genealógico (Marcos 2008). Sin embargo, quizás sí encontremos algunas modificaciones respecto a las caracterizaciones y pesos relativos de ambos aspectos. ¿A qué nos referimos? Si tal como hemos presentado anteriormente, se consolida la posición que sostiene los mecanismos de herencia epigenética, se cuestiona fuertemente lo que se dio en llamar “centrismo del gen”, consolidando así el “desacople” mencionado entre el fenotipo y el genotipo.

A su vez, es interesante indagar qué efectos puede tener la crítica al centrismo del gen sobre los requisitos antes señalados para asumir a las especies biológicas como individuos. En primer lugar, recordemos el requisito de herencia. ¿Cómo se garantiza la transmisión vertical de la información a través de las generaciones dentro de una especie? Sin duda, las propuestas enmarcadas en la síntesis biológica presentan una noción del gen como unidad exclusiva de herencia e información. Esta exclusividad, tal como hemos visto, aparece fuertemente cuestionada en los últimos años a partir de la propuesta de otras unidades de herencia tal como es el caso de la epigénesis y de las propias complejidades en la relación genotipo-fenotipo. Otro de los criterios de individualidad que debe ser revisado a partir de los cambios teóricos, es el referido a la cohesividad. ¿Qué es lo que garantiza la cohesividad en el caso de la especie biológica? En principio, la cohesión dentro de una especie parece cumplirse a partir del propio flujo génico. En este sentido, los mecanismos de especiación, sólo pueden actuar en la medida en que se generen interrupciones en el flujo de alelos. ¿Qué implicaciones tiene sobre esta perspectiva las críticas al centrismo del gen? No descartamos que el gen logre actuar con un rol cohesivo en determinados escenarios biológicos. Más bien, el problema a partir de los cambios teóricos de los últimos años parece ser que la cohesión no está garantizada sólo por los genes, sino que existen otras posibles instancias cohesivas en otros niveles biológicos. Tampoco es obvia la función del gen como

agente cohesivo, dadas las grandes complejidades establecidas en la relación genotipo-fenotipo.

VI. Conclusiones, perspectivas, nuevos interrogantes

Los cambios teóricos que han ocurrido en las últimas décadas en el marco de la denominada extensión de la síntesis biológica parecen haber incidido de manera directa sobre nuestra conceptualización del ámbito genético. El gen ya no es el único centro de atención de la investigación biológica. Hemos empezado a reconocer la fuerza explicativa y causal de los fenómenos biológicos que se producen en diversos niveles. A su vez, nuestros estudios se han focalizado en cómo impactan dichas modificaciones en el análisis de la especie biológica tanto en términos conceptuales como ontológicos. A partir de estas consideraciones, es pertinente interrogarse acerca de cómo la alteración de este lugar central del gen nos empuja al reconocimiento de la complejidad jerárquica en sus diversos niveles. De este modo, “es la vida desde una perspectiva holista, sintética y sistémica la que ha pasado a ocupar el centro de la investigación” (Marcos 2012, p. 100). En el caso de la noción de especie, esta complejidad pareciera establecerse tanto en términos conceptuales como ontológicos.

Tal como hemos visto, en la dimensión conceptual, el ámbito genético tenía un rol central en el concepto biológico de especie. Por ello, dichos cambios teóricos parecen arrojarnos hacia cierta arena pluralista. Parece que tendremos que convivir indefinidamente con una pluralidad de conceptos de especie. De este modo, resulta imperioso en los nuevos escenarios teóricos, el reconocimiento de una multiplicidad de niveles y de la consolidación de una crisis del reduccionismo teórico. Sin embargo, debemos reconocer que, pese a la necesidad de incorporar entidades correspondientes a otros niveles, esto no necesariamente nos conduce a otorgar las mismas características a todos los niveles. Resulta importante, por ello, no dejar de reconocer la especificidad del material genético y su contribución a la identidad y estabilidad del organismo y de la especie (Marcos 2012).

A su vez, hemos intentado recuperar en este trabajo, no sólo las implicaciones que los cambios teóricos tienen en términos conceptuales, sino también ontológicos, otro de los aspectos centrales que no deben ser olvidados en este contexto. Nuevamente,

al igual que para el caso conceptual, las alteraciones del rol central del gen modifican el escenario en el cual se ha discutido en décadas pasadas, en este caso respecto a la posibilidad (o no) de que la especie cumpla algunos de los criterios propios de las entidades individuales. Si bien se han registrado importantes disensos respecto a qué criterios deben efectivamente ser considerados, es claro que en gran medida los criterios propuestos partieron de cierta consideración de que los genes lograban cumplirlos, tal como en los casos de herencia y cohesividad. Nuevamente, las críticas al centrismo del gen no implican la no consideración de dicho criterios, aunque sí parecen implicar la necesidad de asumir cierto pluralismo respecto a qué entidades biológicas garantizan cada uno de los criterios en diferentes casos. Esta pluralidad, al igual que para el análisis conceptual, podría asumir diferentes roles y pesos para cada una de las entidades correspondientes a los diferentes niveles, esto es, un “pluralismo no homogéneo” (Marcos 2012).

Nuestro trabajo no ha intentado cerrar este debate sino por el contrario, señalar algunos de los nuevos interrogantes que se abren a partir de los cambios teóricos de los últimos años. En este sentido, las discusiones filosóficas relativas a la noción de especie que se han dado con tanta frecuencia en la filosofía de la biología deberán en gran medida ser recuperadas, pero ahora bajo un nuevo contexto, dentro del cual las implicaciones para la especie será sólo uno de los ejes significativos. Por ejemplo, otro de los ejes que cobrará mayor dimensión en el contexto actual refiere a la comparación entre las interacciones y las entidades en el seno de la biología, tanto en términos conceptuales como ontológicos. Se abre así un gran desafío para la filosofía de la biología de los próximos años.

Agradecimientos

GF desea agradecer a la Universidad de Buenos Aires y al CONICET, organismos que han permitido la elaboración del presente trabajo.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AMUNDSON, R. 2005: *The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought Roots of Evo-Devo*, Cambridge: Cambridge University Press.

- ARISTÓTELES. 2010: *De Partibus Animalium*. En: *Aristóteles: Obra biológica*, Madrid: Luarna, edición electrónica:
www.luarna.com/Paginas%20comunes/DispFormLuarna.aspx?IDlibro=85.
- CRACRAFT, J. 1992: "Species Concept and Speciation Analysis", en Ereshefsky M. (ed.), *The Units of Evolution. Essays on the Nature of Species*, Cambridge: MIT Press, pp. 93-120.
- DOBZHANSKY, Th. 1970: *Genetics and the Evolutionary Process*, New York: Columbia University Press.
- FUTUYMA, D. J. 1998: *Evolutionary Biology*. Sunderland: Sinauer Associates.
- GHISELIN, M. 1974 : "A Radical Solution to the Species Problem", *Systematic Zoology*, Vol. 23: 536-544.
- GHISELIN, M. 1987 : "Species Concepts, Individuality and Objectivity", *Biology and Philosophy*, Vol. 2: 127-145.
- GHISELIN, M. 1997: *Metaphysics and the Origin of Species*, Albany: State University of New York Press.
- GOULD, S. J. 2004. *La estructura de la teoría de la evolución*. Barcelona: Tusquets.
- GOULD, S. J. y LLOYD, E. A. 1999: "Individuality and adaptation across levels of selection: how shall we name and generalize the unit of Darwinism?" *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, Vol. 96, pp. 11904-11909.
- GRIESEMER, J. 1998: "Review", *Biology and Philosophy*, Vol. 13: 103–112.
- HEDRICK, P. W. 2000: *Genetics of Populations*, Massachusetts: Jones and Bartlett.
- HULL, D. L. 1976: "Are Species Really Individuals?", *Systematic Zoology*, Vol. 25: 174-191.
- HULL, D. L. 1978: "A Matter of Individuality", *Philosophy of Science*, Vol. 45: 335-360.
- HULL, D. L. 1980: "Individuality and selection." *Annual Review of Ecology and Systematics*, Vol. 11, pp. 311-332.
- HULL, D. L. 2001: "The Role of Theories in Biological Systematics", *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, Vol. 32: 221-238.

- JABLONKA, E. 2006: “Genes as followers in evolution – a post-synthesis synthesis?”, *Biology and Philosophy*, Vol. 21: 143-154.
- JABLONKA, E. y LAMB, M. 2007: “The expanded evolutionary synthesis—a response to Godfrey-Smith, Haig, and West-Eberhard”, *Biology and Philosophy*, Vol. 22: 453-472.
- KIRSCHNER, M. W. y GERHART, J. C. 2010: “Facilitated Variation” en M. PIGLIUCCI y G. B. MÜLLER (eds.), *Evolution. The extended synthesis*, Cambridge: The MIT Press, pp. 253-280.
- MARCOS, A. 2008: “The Species Concept in Evolutionary Biology: Current Polemics”, en W. J. González (ed.): *Evolutionism: present approaches*, La Coruña: Netbiblo, pp. 121-142.
- MARCOS, A. 2012: “Biología sistémica y filosofía de la naturaleza.” *Revista de filosofía*. Oviedo: Eikasía ediciones, pp. 95-110.
- MAYR, E. 1963: *Animal Species and Evolution*. Cambridge: Harvard University Press.
- PATERSON, H. 1992: “The Recognition Concept of Species”, en M. Ereshefsky (ed.), *The Units of Evolution. Essays on the Nature of Species*, Cambridge: MIT Press, pp. 139-158.
- PURUGGANAN, M. 2010: “Complexities in Genome Structure and Evolution”, en PIGLIUCCI M. y MÜLLER G. B. (eds.), *Evolution. The extended synthesis* Cambridge: The MIT Press, pp.117-134.
- RICHARDS, R. A. 2010: *The Species Problem: A Philosophical Analysis*, Cambridge: C.U.P.
- SCHLICHTING C. D. y PIGLIUCCI, M. 1998: *Phenotypic Evolution*, Sunderland: Sinauer.
- SIMPSON, G. G. 1963: *Principles of animal taxonomy*, New York: Columbia University Press.
- SOBER, E. 2009: *Evidence and Evolution*, Cambridge: Cambridge University Press.
- SOKAL, R. y CROVELLO, Th. 1992: “The Biological Species Concept: A critical evaluation”, en M. Ereshefsky (ed.), *The Units of Evolution. Essays on the Nature of Species*, Cambridge: MIT Press, pp. 27-56.
- STAMOS, D. 2003: *The Species Concept: Biological Species, Ontology, and the Metaphysics of Biology*, Lexington: Lanham.

VAN VALEN, L. 1976: "Ecological Species, Multispecies and Oaks", *Taxon*, Vol. 25:
233-239.