

Estado de la publicación: No informado por el autor que envía

¿Revolucionar o actualizar la síntesis evolutiva moderna?

Aimer Alonso Gutiérrez-Díaz

<https://doi.org/10.1590/SciELOPreprints.3546>

Enviado en: 2022-02-01

Postado en: 2022-02-03 (versión 1)

(AAAA-MM-DD)

¿Revolucionar o actualizar la síntesis evolutiva moderna?

Gutiérrez D. Aimer A.*¹

*¹ MSc Bioinformático, BSc. Biólogo Universidad Nacional de Colombia, aiagutierrezdi@unal.edu.co.
ORCID 0000-0002-0179-7627

Resumen

El estado pluralista de la biología evolutiva contemporánea ha dado lugar a un enfrentamiento académico, comúnmente exhibido como una disputa entre dos grupos. Por una parte, se encuentran quienes consideran que la teoría sintética de la evolución (TSE) aún puede comprender, traducir o refutar las interpretaciones evolutivas que se desprenden de los nuevos avances empíricos y conceptuales de las ciencias biológicas. En oposición, están quienes consideran que la TSE requiere un cambio drástico de sus bases conceptuales o incluso debe ser rechazada a favor de una teoría alternativa. En el presente trabajo se exponen las razones por las que el análisis dual del debate niega la riqueza epistemológica actual, a su vez proponiendo una caracterización más apropiada, a partir de la categorización en cuatro actitudes epistemológicas frente a la TSE, denominadas “Abandonar”, “Actualizar”, “Revolucionar” y “Re-fundar”. En dichas actitudes se logra organizar y agrupar diferentes marcos teóricos-empíricos, entre ellos las teorías de herencia no-genética, T. de la construcción del nicho, entre otros. La agrupación se realiza a partir de la identificación de presupuestos ontológicos comunes orientados hacia metas epistemológicas concretas, como la concepción sobre la extensión e intensidad del concepto de herencia, como propuesta expansionista de la STE; mientras que la disimilitud en dichos presupuestos se propone como la fuente de controversia, que es a su vez, evidencia de diversidad teórica.

Palabras clave: Síntesis Moderna, Síntesis Extendida Evolutiva, Epigenética, Ontología biológica

Overthrow or extend Modern Synthesis?

Abstract

The pluralistic state of contemporary evolutionary theory has resulted into an academic confrontation, commonly exposed as a debate between two sides. On one side are those who defend synthetic theory of evolution (STE) can understand, translate and refute the evolutionary interpretations emerging from the new empirical and conceptual advance of current biological science. On the other side are those who claim the needs of a rethinking or a drastic conceptual change, or even considered a search for a new paradigm. In the present work I argue against the dual analysis of the debate, due to it is not able to capture the current epistemological pluralism of evolutionary biology, as an alternative I tried to collect and present such diversity of theories. The characterization proposed here is based on four epistemological attitudes towards TSE, called “Abandon”, “Actualize”, “Revolutionize” and “Formal re-foundation”. Employing these attitudes is possible organize and group different theoretical and empirical frameworks, for instance the non-genetic inheritance theory, Niche construction theory along with others. The grouping criterion is based on the identification of common ontological assumptions and epistemological objectives. As

the conception of the extension and intension of the inheritance concept. Whereas the dissimilarity in basic ontological notions, is proposed here as the main source of controversy and theoretical diversity.

Key words: Modern Synthesis, Evolutionary extended synthesis, Epigenetics, Biological ontology

El conflictivo estado actual de la biología evolutiva

Durante el siglo XXI se han agrupado diferentes perspectivas que buscan expandir la Síntesis Moderna (SM), como ejemplo el movimiento “Altenberg 16” o la propuesta de la Síntesis Evolutiva Extendida (SEE). Sus principales aportes se pueden encontrar en Pigliucci y Müller [1], y K. Laland *et al.* [2]. Estos movimientos han destacado la necesidad de discutir la coherencia teórica y conceptual de la teoría evolutiva predominante. No obstante dicho movimiento ha encontrado resistencia, principalmente por el grupo encabezado por Wray G, Futuyma D y Lenski R [3]. El enfrentamiento ha dado a una publicación conjunta que refleja el acalorado e insano estado del debate:

“...the mere mention of the EES (*SEE*) often evokes an emotional, even hostile, reaction among evolutionary biologist... Perhaps haunted by the spectre of intelligent design, evolutionary biologists wish to show a united front to those hostile to science. Some might fear that they will receive less funding and recognition if outsiders — such as physiologists or developmental biologists — flood into their field”. Laland K. *et al.* “yes, urgently” group [3]

El escalamiento del debate lo ha hecho aún más atractivo para la intervención de filósofos de la biología, quienes han aportado desde diversas perspectivas como el desarrollo histórico preciso de las teorías evolutivas [4, 5, 6], evaluando el grado de pluralismo, inconmensurabilidad y compatibilidad teórico-conceptual [5, 7] y analizando el tipo de cambio epistemológico que se busca ante la SM [8]. Estas intervenciones aunque han enriquecido el debate distan de resolver el conflicto, ya que las contribuciones generadas son a su vez, para otros autores objeto de debate.

Actitudes epistémicas frente a la SM como producto de la pluralidad de presupuestos y creencias ontológicas

A diferencia de las contribuciones anteriores, en el presente documento se procura reconocer la riqueza epistemológica del área de la biología evolutiva con el fin de exponer la complejidad real de las confrontaciones. La agrupación de los actores del conflicto por medio del reconocimiento de actitudes epistémicas se logra posterior a un análisis ontológico. Esta estrategia se propone a razón de que la naturaleza del conflicto es, esencialmente, sobre interpretaciones dispares (en ocasiones radicalmente), de las mismas nociones fundamentales, de hecho los autores del debate sugieren:

“However, another factor is more important: many conventional evolutionary biologists study the processes that we claim are neglected, but they comprehend them very differently. This is no storm in an academic teatroom, it is a struggle for the very soul of the discipline” Laland K. *et al.* “yes, urgently” group [3].

La fuente de las diferencias reside puntualmente en la diversidad de definiciones e interpretaciones del inventario de entidades, causas y principios de la biología evolutiva. De esta manera cada marco conceptual presenta una respuesta propia ante: La extensión e intensidad en la definición de entidades básicas como la unidad de evolución, unidad de selección, unidad de herencia e información, e incluso de procesos como evolución y desarrollo. Que criterios permiten establecer una causa de la adaptación, la posibilidad de la teleonomía o más generalmente del carácter agencial del ente biológico, la prioridad entre ontología (organización biológica) y fenomenología (proceso evolutivo) e incluso hasta el mismo marco metafísico, debatiéndose entre ontología de sustancias vs de procesos .

En el debate divulgado en Laland, *et al.* [3] se reduce la confrontación a dos frentes dado a que desde el planteamiento de la pregunta se restringe el debate entre los defensores de la SM y los proponentes de la SEE. Esta pregunta, incluso, señala erradamente de conservadores a quienes abogan por una dinámica epistemológica de progresión convencional (o de ciencia normal), los mismos autores del “No” mencionan:

“We consider ourselves fortunate to live and work in the most exciting, inclusive and progressive period of evolutionary research since the modern synthesis. Far from being stuck in the past, current evolutionary theory is vibrantly creative and rapidly growing in scope”. Laland K. et al. “No, all is well” group [3]

La pregunta más general y por ende acorde a las intenciones de cada actor, no es si la teoría evolutiva requiere repensarse o conservarse. En contraste, la pregunta ¿En función de los avances empíricos y conceptuales de las diversas áreas de las ciencias biológicas, es aún satisfactorio el marco conceptual de la síntesis moderna y sus extensiones?, con base en esta pregunta en el presente documento se identifican cuatro respuestas en términos de “actitudes epistemológicas”, descritas como “Actualizar”, “Re-fundar”, “Revolucionar” y “Abandonar”. La aproximación adelantada se sustenta en el entendimiento de actitud epistemológica como una estrategia racional, proposicional y científica que impacta y caracteriza las preguntas, la interpretación de los conceptos, principios y resultados, junto a las predicciones de un determinado marco conceptual [9].

La Síntesis Evolutiva Moderna debe ser actualizada

Esta es la posición más aceptada y con mayor número de adeptos; no obstante, también es la más confusa y ambigua. De hecho puedan distinguirse cuatro subgrupos en ocasiones conceptualmente incompatibles:

Expandir como ciencia normal: Es la posición descrita en libros básicos de evolución, es sostenida por los autores catalogados como conservadores en Laland K., *et al.* [3]. Representa a la SM, junto con sus expansiones del siglo XX como la disminución del pan-daptacionismo, la adhesión del neutralismo, la teoría de selección multi-nivel, y la teoría evo-devo externalista o geno-centrista [4, 10, 11]. Los presupuestos ontológicos que caracterizan este subgrupo:

La unidad del proceso evolutivo es una entidad pasiva ante las “fuerzas” evolutivas descritas por la genética de poblaciones, de hecho esta entidad es concebida como la suma de la expresión de una

colección de moléculas cuyo cambio es el único responsable del cambio de las características fenotípicas, estas últimas aunque son las que afrontan las fuerzas evolutivas sólo participan como vehículos de las moléculas que registran su “construcción”. De esta manera en el nivel genético-molecular residen todos los factores explicativos necesarios para el estudio de la evolución de los sistemas vivos. Incluyendo las propiedades del proceso de desarrollo. El cual es plenamente comprendido como cambio de los genes o redes génicas que le subyacen (EvoDevo “externalista” o geno-céntrica), de allí que los conceptos de plasticidad fenotípica, evolucionabilidad y modularidad, no son externos, incompatibles o intraducibles a la SM [3, 11].

En términos de la unidad de herencia, los genes son la única entidad relevante a la que se refiere este concepto. Dado a la poca importancia evolutiva de la herencia epigenética, a causa del corto plazo que le caracteriza [3]. De hecho parece ser un fenómeno mejor descrito como fenotipo que como factor de herencia [12]. Finalmente el rol causal del ambiente en el proceso evolutivo carece de la reciprocidad o dialéctica expresada por la SEE, lo que se intenta describir como una alternativa causal a la Selección Natural, está descrito desde tiempos de Darwin por la selección natural misma [3].

Contextualizar al organismo: Es la posición sostenida por los autores de la posición expansionista [1, 2]. La coherencia y el propósito de la posición ha sido previamente cuestionada tanto por adeptos a la SM, como por autores que critican el débil rotulo de expansión [c.f. 14, 16]. No obstante Müller, & Pigliucci [14], consideran la SEE como una “familia de modelos” no necesariamente compatible, pero plenamente capaz de coexistir con el corazón de la SEM, la genética de poblaciones. Aunque para ello se requieren realizar alteraciones en la estructura argumentativa y metodológica de la SM:

“The extended framework overcomes several basic restrictions and methodological commitments that had been necessary for the correlational approach of the MS (SM) to work. One is gradualism ... A second ... externalism ... A third restriction of the MS is its gene centrism” [1].

En el marco ontológico de análisis propuesto en el presente documento, esta posición no es una mera alteración y eliminación de restricciones metodológicas como el gradualismo o el ambiguo externalismo. Contrario a esto, es un movimiento orientado a generar una nueva síntesis centrada en el organismo, pero que lo desea realizar articulando elementos de la SM a través del cambio en la definición de nociones ontológicas fundamentales, en particular:

Los cambios propuestos por los autores del consorcio Pigliucci & Müller, [1] se fundamentan en la pluralidad causal del cambio evolutivo. En la concepción del organismo como ente participativo en el proceso evolutivo, como agente que establece condiciones ambientales favorables para sí mismo, superando sus propias susceptibilidades genéticas y favoreciendo la adaptación de sus descendientes (adaptación como consecuencia causal de la construcción y herencia del nicho), entes que pueden adquirir y transmitir caracteres a través del comportamiento y la herencia epigenética, caracteres que están sujetos a la fijación por mecanismos del desarrollo que no dependen de una base genética (evodevo “internalista” o centrada en el organismo), pero que eventualmente pueden llegar a ser asimilados genéticamente [2, 17]. De esta manera cuando estos

autores hacen referencia a conceptos como evo-devo, plasticidad fenotípica, canalización, evolucionabilidad e incluso selección natural lo hacen con una connotación diferente.

Retornar al Darwinismo: Es una variación de la posición anterior. Es defendida desde el punto de vista conceptual por Brooks, D. R. [18] y desde una perspectiva empírica está basada en los desarrollos de la epigenética molecular por Liu y Li [19]. Esta actitud plantea que el cambio paradigmático que representa la SEE está orientado a validar las primeras versiones de la teoría evolutiva Darwiniana. Pues en esta las nociones de evolución y herencia son más amplias semánticamente, por ejemplo la heredabilidad de caracteres adquiridos era tolerada y requerida como alternativa a la variación por azar. La biología evolutiva del momento ya integraba a la biología del desarrollo, la correlación de las partes durante el desarrollo fue interpretada por Darwin como un mecanismo de variación. De hecho Liu y Li consideran la herencia de ARN como un fenómeno cuya herencia es descrita por la hipótesis *ad hoc* de la pangénesis. Esta perspectiva más allá de ser una curiosidad histórica permite visualizar un tipo de cambio epistemológico en apariencia aún no descrito en literatura.

Priorizar el neutralismo: Esta posición es una radicalización hacia el papel de la genética de poblaciones como marco explicativo central de la teoría evolutiva:

“Nothing in evolution make sense except in the light of population genetics” [20].

En términos de los presupuestos ontológicos esta posición pretende exacerbar el rol pasivo de la entidad biológica, priorizar el rol causal del azar, privilegiar la contingencia histórica y confrontar el vínculo causal entre selección natural, adaptación y forma. Proponiendo a cambio la posibilidad de que mecanismos neutrales como la mutación y la deriva génica contribuyan en la generación de adaptaciones y formas, en resumen una “teoría de la evolución neutral constructiva” [20, 21, 22]. Más recientemente Lynch ha encabezado un movimiento cuyo propósito y nombre expone claramente la insatisfacción por el marco teórico de la SM y sus extensiones, lo han denominado “Evolutionary cell biology” [23]. Este movimiento pretende exponer la insuficiencia en la explicación de la evolución celular a partir de un único *modo* evolutivo, entendido por la microevolución, argumentando a favor de la importancia de los constreñimientos biofísico-químicos y las propiedades epigenéticas que emergen en el nivel celular y por ende gobiernan la evolución de dicho nivel [23]. Sorprende que dicha tesis provenga de un autor identificado como reduccionista, geno-centrista y conservador “*die-hard population geneticists*” por los autores del expansionismo [14].

El formalismo de la Síntesis Evolutiva Moderna no es sostenible y debe refundarse

Esta actitud ha nacido en filósofos de la biología e incluso dentro de pensadores de la biología evolutiva de la línea geno-céntrica, por lo que indagar los presupuestos ontológicos no requiere un gran esfuerzo. La formalización matemático-lógica o proposicional ha sido ampliamente empleada con diferentes fines, tanto esta actitud como la última descrita emplean dicha herramienta, pero lo que distingue a cada actitud es el propósito, en este primer caso el formalismo es empleado para conciliar el abismo, que algunos autores plantean como insalvable, entre la visión centrada en el gen y su contraparte la visión centrada en el organismo.

La adopción de esta actitud se realizó en el debate de las unidades de selección, con el intento de clarificar las oscuras bases ontológicas de la SM, llevando a configurar una teoría de selección multinivel [24], con la cual se abrieron espacios de reflexión y expansión en torno a la definición del individuo biológico, unidad de información y herencia, la comprensión fenomenológica del proceso evolutivo [25] y la ampliación de la causalidad biológica, en términos de causalidad multinivel, al incluir la causalidad descendente (o “top-down causation”) en el glosario de la biología evolutiva [26, 27].

Curiosamente el grupo de Pigliucci & Müller [2] se atribuye la inclusión en el marco de la SM de la teoría de la selección multinivel, siendo un camino ya trazado por autores como R. Dawkins, D. Hull y C. Darwin y requiriendo un trabajo como el realizado por los autores previamente mencionados.

Otras intenciones expansionistas similares, residen en Alan Grafen y el proyecto del (*neo*) darwinismo formal, su participación permite ver al igual que M. Lynch, insatisfacciones metodológicas y conceptuales en autores identificados como defensores acérrimos de la SM y sus extensiones. La motivación de Grafen es generar un modelo matemático que a diferencia de la genética de poblaciones, concilie la interpretación creativa, ecológica o relacional de la selección natural (capacidad del organismo de ajustarse al medio) con el concepto genético poblacional, disposicional intrínseco e independiente del ambiente, de la selección natural (capacidad reproductiva diferencial) [28]. Estrategia que se ha interpretado como una solución esperanzadora que reconcilia la participación activa de los organismos en su propio proceso evolutivo e incluso su capacidad agencial en términos de “decision takers” [29]. Para una revisión extensa de las bases, propósitos e incluso fallas del proyecto del darwinismo formal [c.f. 30].

El paradigma de la SM es ontológicamente incorrecto

Es la actitud más radical y por ende la que mejor sustenta el rotulo de revolucionar la SM. Desde sus inicios en el consorcio de la teoría de sistemas en desarrollo, Oyama, S. *et al.*, [31] han planteado sus propuestas como un cambio paradigmático hacia un marco metafísico de procesos, ejemplificado en la definición dinámica y procesual de gen, entendido como instancia de un proceso que parte en el ADN en un tiempo determinado y que por el conjunto de interacciones inmediatas genera una instrucción dependiente de dicho contexto; más no es una estructura previamente establecida portadora privilegiada de información [32]. En la actualidad se ha desarrollado este marco ontológico no solo para redefinir el gen, sino al inventario total de entidades de interés de la biología evolutiva, tómesese por ejemplo la definición de seres vivos y el entendimiento de la unidad del proceso evolutivo en Dupré, J. [33]:

“This organism (as the unit of selection) is a process –a life cycle- rather than a thing; it may be a community of distinct kinds of organisms rather than a monogenomic individual; and it must be understood as conceptually and of course causally linked to its particular environment, or niche, which both contributes to the construction of the organism in development, and is constructed by the organism through its behavior” [33].

Los conceptos de herencia y evolución bajo este cambio de marco ontológico sufren drásticas modificaciones, entendiéndolos como reproducción de recursos de desarrollo a través de los

linajes y cambio en la composición y distribución de los sistemas de desarrollo, respectivamente [31].

La relación de este modelo con la SM y sus extensiones no está enmarcada en lo que Pigliucci llama como un enriquecimiento complementario e independiente, esta perspectiva ataca de incoherente el marco conceptual de la SM con la ontología biológica. Evidenciándose en el énfasis sobre una entidad básica descriptiva de los procesos biológicos, el gen, sin otorgar una definición satisfactoria y compatible con los diferentes desarrollos conceptuales y experimentales.

La SM ignora fenómenos y entidades fundamentales

Esta es una actitud cuya motivación es proporcionar interpretaciones evolutivas de fenómenos intencionalmente excluidos de la literatura de la biología evolutiva basada en la SM. Aunque esta actitud lleva al planteamiento de una teoría con potencial de reemplazar el paradigma de la SM, la diferencia radica en que esta actitud deriva del estudio de anomalías del marco conceptual convencional.

Sin ánimos de representar una revisión exhaustiva, se identifican tres posiciones que han llegado a proponer su propia conceptualización del proceso evolutivo a partir del estudio de la evolución microbiana y del estudio de la intencionalidad, autonomía y cognición de los sistemas biológicos, donde se encuentra la teoría autopoietica que plantea una teoría de la evolución basada en la deriva natural y las perspectivas biosemióticas con la teoría de evolución por abducción natural. En las tres situaciones se otorga prioridad lógica al entendimiento de las entidades biológicas sobre (u organización en términos de Varela), sobre la conceptualización del proceso evolutivo que opera sobre las primeras:

“...non-cellular and non-sexual organisms such as bacteria have their own evolutionary rules” J. Huxley (1942) en O’Malley [34].

“A cognitive system is a system whose organization defines a domain of interactions in which it can act with relevance to the maintenance of itself” Maturana & Varela [35].

“...an evolutionary explanation has rather secondary importance, it is not obligatory for an understanding of adaptation. Adaptation as correspondence to environment is a communicative, hence a semiotic phenomenon” Kull K. [36].

“El enfoque semiótico propone la importancia de considerar... la “elección individual” y la “formación de hábitos”, que nos presenta la variación evolutiva como un proceso análogo a una abducción natural, es decir elaboración de inferencias o de posibles respuestas originales a las condiciones cambiantes del medio” Andrade [37].

La riqueza de esta perspectiva es que plantea serias dudas sobre el orden con el que se ha teorizado la evolución en biología, construir una teoría con presunciones generales sobre un grupo especial de organismo es el centro de las insatisfacciones que han llevado a la pluralidad

teórica contemporánea y al olvido de nociones importantes para la biología evolutiva como cognición, autonomía y auto-organización.

Recapitulación y Conclusiones

En esta exposición de la riqueza epistemológica contemporánea de la biología evolutiva se evidencia el carácter complejo y plural en contraposición al debate dual ampliamente divulgado en revistas de alta difusión. Exponiendo como causa de dicha pluralidad las diferencias en torno a un determinado número de nociones ontológicas fundamentales que llevan a interpretaciones dispares de la misma información empírica disponible. Se plantea las ventajas en miras a resolver las confrontaciones de las actitudes sustentadas bajo principios ontológicos clara y formalmente expuestos, ya que, facilitan un dialogo racional y académico, en vez de una disputa de intereses particulares y falacias. No obstante antes de adentrarse en la resolución del conflicto es importante iniciar con el reconocimiento del estado teórico de la biología evolutiva, que no puede ser explorado sin un trabajo filosófico arduo que permita establecer puentes, sintetizar diferentes posiciones plenamente compatibles, delimitar las incompatibles para así evaluar y juzgar que presupuestos ontológicos llevan a interpretaciones coherentes o no del acelerado conjunto de datos empíricos de la biología contemporánea, con el fin de orientar el progreso de esta ciencia. Una aproximación para esta tarea se plantea en términos de clasificar la diversidad teórica identificada en términos de actitudes epistémicas cuya motivación se desprende de la defensa de ciertas tesis ontológicas. En última instancia es hora de tomar en cuenta el siguiente enunciado:

“The progress of biology ... has probably been checked by the uncritical assumption of half-truths. If science is not to degenerate into a medley of ad hoc hypothesis, it must become philosophical and must enter into a through criticism of its own foundations”
A.N. Whitehead (1925)

Declaración de Conflictos de Intereses: El autor declara no tener conflictos de intereses.

Referencias bibliográficas

- [1] Pigliucci, M., & Müller, G. (2010). *Evolution: The extended Synthesis*. MIT.
- [2] Laland, K., Uller, T., Feldman, M., Sterelny, K., Müller, G., Moczek, A., et al. (2015). The extended evolutionary synthesis: its structure, assumptions and predictions. *Proceedings of the royal society B*
- [3] Laland, K., Uller, T., Feldman, M., Sterelny, K., Müller, G., Moczek, A., et al. (2014). Does evolutionary theory need a rethink? *Nature*.
- [4] Pigliucci, M., & Finkelman, L. (2014). The extended (Evolutionary) synthesis debate: Where science meets philosophy. *BioScience*.
- [5] Delisle, R. G. (2009). The uncertain foundation of neo-Darwinism: metaphysical and epistemological pluralism in the evolutionary synthesis. *Studies in History and Philosophy of Science Part C :Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*.

- [6] Cain, J. (2009). Rethinking the synthesis period in evolutionary studies. *Journal of the History of Biology*.
- [7] Callebaut, W. (2010). The Dialectics of Dis/Unity in the Evolutionary Synthesis and its extensions. In M. Pigliucci, & G. Müller, *Evolution: The extended Synthesis*.
- [8] Brigandt, I. (2010). Beyond reduction and pluralism: Toward an epistemology of explanatory integration in biology. *Erkenntnis*.
- [9] Sturgeon, Scott. (2010). "Confidence and coarse-grained attitudes." *Oxford studies in epistemology*.
- [10] Medina, M. (2010). Two "EvoDevos." *Biological Theory*.
- [11] Futuyma, D. J. (2011). Expand or revise? The evolutionary synthesis today. *The Quarterly Review of Biology*.
- [12] Dickins, T. E., & Rahman, Q. (2012). The Extended Evolutionary Synthesis and the role of soft inheritance in evolution. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*.
- [13] Laland, K. N., & Sterelny, K. (2006). Perspective: Seven reasons (not) to neglect niche construction. *Evolution*.
- [14] Müller, G. B., & Pigliucci, M. (2010). Extended Synthesis: Theory Expansion or Alternative? *Biological Theory*.
- [15] Pievani, T. (2015). How to Rethink Evolutionary Theory: A Plurality of Evolutionary Patterns. *Evolutionary Biology*.
- [16] Craig, L. R. (2010). The So-called Extended Synthesis and Population genetics. *Biological Theory: Integrating Development, Evolution, and Cognition*.
- [17] Mesoudi, A., Blanchet, S., Charmantier, A., Danchin, É., Fogarty, L., Jablonka, E., Laland, K., Morgan, T., Müller, G., Odling-Smee, F., Pujol, B. (2013). Is Non-genetic Inheritance Just a Proximate echanism? A Corroboration of the Extended Evolutionary Synthesis. *Biological Theory*.
- [18] Brooks, D. R. (2011). The Mastodon in the room: How Darwinian is neo-Darwinism? *Studies in History and Philosophy of Science Part C :Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*.
- [19] Liu, Y., & Li, X. (2012). Does Darwin's Pangenesis have fatal flaws? *International Journal of Epidemiology*.
- [20] Lynch, M. (2007). *The Origins of Genome Architecture*. *The Quarterly Review of Biology* (Sinauer As, Vol. 83).
- [21] Fernández, A., & Lynch, M. (2011). Non-adaptive origins of interactome complexity. *Nature*.

- [22] Stoltzfus, A. (2012). Constructive neutral evolution: exploring evolutionary theory's curious disconnect. *Biology Direct*.
- [23] Lynch, M., Field, M. C., Goodson, H. V., Malik, H. S., Pereira-Leal, J. B., Roos, D. S., Turkewitz, A. P. & Sazer, S. (2014). Evolutionary cell biology: Two origins, one objective: Fig. 1. *Proceedings of the National Academy of Sciences*.
- [24] Okasha, S. (2006). Evolution and the levels of selection. *Journal of Chemical Information and Modeling (Oxford)*.
- [25] Eldredge, N. (1982). Phenomenological Levels and Evolutionary Rates. *Syst Zool*.
- [26] Okasha, S. (2012). Emergence, hierarchy and top-down causation in evolutionary biology. *Interface Focus*.
- [27] Martínez, M., & Moya, A. (2011). Natural Selection and Multi-Level Causation. *Philosophy and Theory in Biology*.
- [28] Grafen, A. (2014). The formal darwinism project in outline. *Biology and Philosophy*.
- [29] Huneman, P. (2014). Formal Darwinism as a tool for understanding the status of organisms in evolutionary biology. *Biology and Philosophy*.
- [30] Airoidi, G., & Alejandro, C. S. (2014). El Proyecto del Darwinismo Formal de Alan Grafen : una introducción. UNED.
- [31] Oyama, S., Griffiths, P., Gray, R., (2001). Cycles of contingency. *International Perspectives on Temporary Agency Work*.
- [32] Neumann-Held, E. M. (2001). Let's Talk about Genes: The Process Molecular Gene Concept and Its Context. In S. Oyama, P. Griffiths, & R. Gray, *Cycles of contingency: Developmental systems and evolution*.
- [33] Dupré, J. (2012). *Process of Life: Essays in the Philosophy of Biology (Oxford)*.
- [34] O'Malley M. (2014). *Philosophy of Microbiology (Cambridge University Press)*.
- [35] Maturana H, Varela F (1980). *Autopoiesis and cognition. The Realization of the Living*, Reidel, Dordrecht
- [36] Kull, K. (2004). Uexküll and the post-modern evolutionism. *Sign Systems Studies*.
- [37] Andrade, E. (2009). *La ontogenia del pensamiento evolutivo. Hacia una interpretación semiótica de la naturaleza*, Universidad Nacional de Colombia.

Este preprint fue presentado bajo las siguientes condiciones:

- Los autores declaran que son conscientes de que son los únicos responsables del contenido del preprint y que el depósito en SciELO Preprints no significa ningún compromiso por parte de SciELO, excepto su preservación y difusión.
- Los autores declaran que se obtuvieron los términos necesarios del consentimiento libre e informado de los participantes o pacientes en la investigación y se describen en el manuscrito, cuando corresponde.
- Los autores declaran que la preparación del manuscrito siguió las normas éticas de comunicación científica.
- Los autores declaran que los datos, las aplicaciones y otros contenidos subyacentes al manuscrito están referenciados.
- El manuscrito depositado está en formato PDF.
- Los autores declaran que la investigación que dio origen al manuscrito siguió buenas prácticas éticas y que las aprobaciones necesarias de los comités de ética de investigación, cuando corresponda, se describen en el manuscrito.
- Los autores declaran que una vez que un manuscrito es postado en el servidor SciELO Preprints, sólo puede ser retirado mediante solicitud a la Secretaría Editorial deSciELO Preprints, que publicará un aviso de retracción en su lugar.
- Los autores aceptan que el manuscrito aprobado esté disponible bajo licencia [Creative Commons CC-BY](#).
- El autor que presenta el manuscrito declara que las contribuciones de todos los autores y la declaración de conflicto de intereses se incluyen explícitamente y en secciones específicas del manuscrito.
- Los autores declaran que el manuscrito no fue depositado y/o previamente puesto a disposición en otro servidor de preprints o publicado en una revista.
- Si el manuscrito está siendo evaluado o siendo preparando para su publicación pero aún no ha sido publicado por una revista, los autores declaran que han recibido autorización de la revista para hacer este depósito.
- El autor que envía el manuscrito declara que todos los autores del mismo están de acuerdo con el envío a SciELO Preprints.