

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

Del “grito de independencia” de la macroevolución al “acto independentista”

Aimer Alonso Gutiérrez-Díaz

<https://doi.org/10.1590/SciELOPreprints.3559>

Enviado en: 2022-02-03

Postado en: 2022-02-15 (versión 1)

(AAAA-MM-DD)

Del “grito de independencia” de la macro-evolución al “acto independentista”

Gutiérrez D. Aimer A.*¹

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

Resumen

S. J. Gould criticó constantemente la concepción de la macroevolución por parte del neodarwinismo, como “reduccionista y trivializadora”. No obstante, esta es la concepción vigente en la actualidad, como se evidencia en la conceptualización del proceso macroevolutivo, como interpolación gradualista de los procesos microevolutivos. Los gritos a favor de la independencia teórica de la macroevolución principalmente esgrimidos por Eldredge y Gould en lo que llamaron, la “maduración ontológica de la biología”, reclamaban reconocer a la organización jerárquica biológica como esquema ontológico y no, como mero concepto descriptivo-epistemológico, fueron ignorados o relegados al interminable debate de la unidad de selección. Quizás, a razón de la ausencia de la identificación de un mecanismo o *modo* evolutivo convincente y propio de niveles de orden superior al nivel genético. Sin embargo, gracias a los desarrollos de la teoría de selección en múltiples niveles, como el concepto de transiciones evolutivas en individualidad, junto a la teoría simbiogenética de evolución, en el presente trabajo se plantea que una reconceptualización en el seno de dichos desarrollos permitiría avanzar del “grito” al “acto” independentista de la macroevolución. El carácter autónomo o la particularidad del *tempo* y *modo* residirían en mecanismos evolutivos *verticales* como las transiciones en individualidad mediadas por simbiosis persistentes, como las infecciones virales crónicas o por otros agentes simbiogenéticos.

Palabras clave: Macroevolución, Microevolución, Teoría de la sección multinivel, Simbiogénesis.

From macroevolution’s “independence proclamation” to the “act of independence”.

Abstract

S. J. Gould constantly argues against the Neodarwinian conception of macroevolution as a “reductionist and trivialized” perspective. Currently this conception is still prevalent; as can be noted on the conceptualization of macroevolutionary process, as just a mere gradualist interpolation of the microevolutionary process. The claims for the theoretical independence of the macroevolution, mainly exposed by Gould and Eldredge in what they call “the ontological maturation of biology”, defending an ontological status of the hierarchical nature of biological organization, in opposition of a mere descriptive-epistemological scheme, were largely ignored or relegated as part of the philosophical problem of the units of selection. Perhaps, the absence of a convincing evolutionary mechanism or *mode* in the upper levels of the biological organization -as species-, that was non-reducible to the genetic level might explain the lack of interest of evolutionary biologist. However, current developments in the multilevel selection theory, as the concept of evolutionary transitions in individuality, together with symbiogenetic theory of evolution provides a better conceptualization of macroevolution, that might overcome the “claim” to the “act” of ontological independence. A re-conceptualization possible by the recognition of a non-reducible upper-level *mode and tempo* of evolution, in the sense of *vertical evolutionary*

mechanisms or transitions of individuality by means of persistent symbiosis, as viral chronic-infections or any other symbiogenetic agent.

Key words: Macroevolution, microevolution, Multi-level selection Theory, Symbiogenesis

¿Es el proceso macroevolutivo (MaE) el resultado de los procesos microevolutivos (MiE) caracterizados por la genética de poblaciones en una escala temporal geológica? es una pregunta que ha sido ampliamente explorada y aún hoy no parece darse una respuesta definitiva [1]. No obstante sin importar la falta de consenso, una de las respuestas es más divulgada en libros de educación básica e intermedia favoreciendo el estado paradigmático actual, esta es aquella que acepta diferencias entre ambos campos, pero desde la perspectiva metodológica, más no ontológica. Es decir, el proceso evolutivo que opera hoy en día no es diferente, por ejemplo, al que opero en el momento en que los grandes grupos de mamíferos se diversificaron. No obstante la manera en que el investigador responde preguntas particulares a cada uno de los escenarios es diferente, o al menos lo era hasta el desarrollo de las disciplinas ómicas [2].

En el presente trabajo se procura defender la autonomía ontológica del proceso MaE sacrificando el interés del paleontólogo de caracterizar su autonomía a través de la identificación de un mecanismo responsable de generar diferencias en tasas de especiación (*tempo*), por lo que no se apela al equilibrio puntuado; evitando asociar macroevolución y especiación, de hecho ignorando el concepto de especie, y por ende sin recurrir a la selección a nivel de especies como mecanismo (o *modo*) evolutivo definitorio de la MaE o componente esencial de la llamada “maduración ontológica de la biología”. Ítems que hacen parte de la defensa convencional de la autonomía de la MaE, y que a su vez, como se intentará argumentar, han llevado, en analogía al proceso independentista de las Américas, a la represión de los intentos de independencia de este proceso evolutivo. En contraposición con el fin de defender la autonomía de la MaE desde una óptica diferente a la paleontológica, se conserva la importancia de la cruzada por la maduración ontológica (sin defender la individualidad de la especie) y de la búsqueda de un *modo* evolutivo definitorio, pero desde una perspectiva independiente a la paleontología y enfocada en el origen y evolución de nuevas unidades ontológicas evolutivas de la jerarquía, en otras palabras en el estudio de las transiciones evolutivas en individualidad.

En la literatura se encuentran disponibles caracterizaciones históricas bastante completas en torno a la relación entre MaE y MiE [3], por lo que en el presente trabajo se abordaran superficialmente los aspectos históricos, haciendo énfasis sólo en ciertos hitos históricos de la relación que permitan ilustrar a través de la analogía con la independencia de países como México y Colombia, cómo la historia de la relación entre MaE y MiE puede caracterizarse en las cuatro etapas de la independencia de hispanoamericana: “Descontentos independentistas”, “El grito independentista”, “La reconquista Española” y finalmente “La reorganización y la independencia” .

Los albores independentistas de la MaE en la paleontología

La independencia latinoamericana inicio por la confluencia de una multitud de factores, pero principalmente por el descontento generado de la exclusión política y económica. Análogamente el deseo de diferenciar entre procesos evolutivos macro y micro se derivó del descontento generado a la hora de explicar los patrones de diversificación de las especies (y otras categorías de grupos monofiléticos), empleando un marco conceptual que describía el proceso evolutivo, entendido desde su definición más general como descendencia con modificación, como unimodal, de cambio

continuo y que sobre-enfatizaba el poder creativo y omnipresente de la selección natural. Que finalmente llevaba a privilegiar el componente de modificación dejando a la descendencia relegada a una mera consecuencia del primero; de ser así, se inferiría paleontológicamente a partir del registro fósil una superposición de las tasas de transformación morfológica con las tasas de especiación [4]. No obstante desde la configuración de la síntesis moderna, en donde se adhirió a la paleontología con la emergente biología evolutiva, G. Simpson negó la superposición que precedía el marco gradualista, a cambio propuso la existencia de al menos tres ritmos de especiación (niveles fenomenológicos en *tempo*) *brady-*, *horo-* y *tachy-telic*, y tímidamente un mecanismo de evolución que, en oposición al proceso evolutivo convencional, es responsable de las radiaciones adaptativas (niveles fenomenológicos en *modos*), al que llamó:

“**Quantum evolution** (“all-or-none reaction”)... involved a drastic shift in the adaptive zones, where transitional forms are particularly unstable, and perished rapidly and completely, likely due to Genetic drift. ...(however) whether prospective adaptation as prelude to quantum evolution arises adaptively or inadaptively. It was concluded above that it usually arises adaptively” Simpson, G. [5].

Desde aquel momento se marca el nacimiento de la macroevolución y la búsqueda del mecanismo que permitiría su demarcación y explicaría los cambios drásticos morfológicos en cortas escalas temporales, que conllevan a adaptación a los drásticos cambios ambientales que preceden las radiaciones adaptativas. Subsecuentemente una gran parte de los nacientes paleontólogos se enfocó en el estudio de los fenómenos de radiación adaptativa enfrentándose a la escuela de la síntesis moderna, quienes por su parte sustentaban un mismo modo evolutivo, apelando a la incompletitud del registro fósil y explicando tanto los patrones de estasis y radiación a partir del poder de los diferentes tipos de Selección natural, la selección estabilizadora se empleaba para lidiar con tasas lentas y estasis, S. direccional tasas medias que antecedería las radiaciones y la selección disruptiva para las tasas aceleradas de los periodos de radiación.

Los mayores representantes del descontento que generaba este tipo de explicaciones son Gould, Eldredge y Vrba quienes continuaron independientemente el desarrollo conceptual de la propuesta *Quantum evolution*, cristalizando la teoría del equilibrio puntuado sustentada en lo que llamaron la maduración ontológica de la biología [4]. Para ello recurrieron a recursos ausentes en la teoría convencional de la síntesis moderna como: el estatus ontológico de la especie (pues la concepción de clase natural es plenamente compatible con el cambio continuo unimodal) dentro del ya polémico esquema ontológico jerárquico de la evolución y la inclusión de variación heredable morfológica originada por mecanismos no genéticos, como mecanismos del desarrollo o por plasticidad fenotípica, cuya “*fijación*” (Fixation) no depende, inicialmente, de una base genética, pero que eventualmente, conduce a esta (exaptaciones, canalización y asimilación genética).

El grito independentista y la inconmensurabilidad en las explicaciones de las radiaciones adaptativas

El desarrollo de un conflicto necesariamente lleva un componente de incompatibilidad e intraducibilidad que explican la ruptura de la comunicación entre las partes. Para el caso del levantamiento armado de Hispanoamérica, la falta de negociación de la distribución del poder político es un claro ejemplo de aquella incomunicación. Análogamente los simpatizantes de la síntesis moderna en contra a las explicaciones paleontológicas anti-paradigmáticas generaron explicaciones y predicciones paralelas sobre los mismos fenómenos, pero compatibles con su

esquema de creencias. Con el fin de explorar estos enfrentamientos, e incluso evidenciar la vigencia contemporánea de este conflicto, se expondrán las explicaciones derivadas de cada marco de creencias de la radiación evolutiva de los peces cíclidos africanos.

Takahashi y Koblmüller [6] recapitulan diferentes explicaciones planteadas desde la perspectiva unimodal de la evolución, básicamente esta perspectiva presenta un esqueleto argumentativo que se desprende de cinco tesis centrales sujetas a demostración empírica:

1. Las poblaciones ancestrales de los cíclidos, que en un periodo geológico se encontraba cohabitando en un mismo lago, presentaban altos niveles de variación genética, particularmente sobre las regiones que regulan el desarrollo de la morfología trófica, el tamaño y forma corporal junto al sistema nervioso.
2. Aquel ambiente ancestral presentaba un reparto de recursos heterogéneo que favoreció la segregación de diferentes nichos.
3. Las poblaciones en un momento simpátricas estaban estructuradas en forma que sólo se favorecía el apareamiento entre semejantes, o de manera semejante, los híbridos entre poblaciones con nichos diferentes presentaban baja viabilidad
4. Las variaciones genéticas estaban sometidas a un proceso de selección disruptiva.

En términos de evidencia experimental que sustente estas tesis, los autores mencionan que:

“However, nothing is known about the genetic basis of body shapes and also detailed studies on the efficiency of particular body shapes in feeding and swimming are lacking” Takahashi & Koblmüller [6].

Desde la perspectiva “independentista” de la MaE, se plantean las siguientes tesis juntando los aportes de la paleontóloga Vrba [7] y del grupo West-Eberhard [8]

1. El ambiente ancestral de los cíclidos presentaba un reparto de recursos heterogéneo que favoreció la segregación de diferentes nichos, y a su vez, por variación ontogenética inducida por diferencias en dietas, generó un abanico de variaciones en la morfología trófica.
2. Aquellas variaciones fenotípicas aparecen cada generación por persistencia comportamental, por lo que, eventualmente estas variaciones pueden ser asimiladas genéticamente.
3. Las variaciones morfológicas sin base genética definen múltiples especies incipientes cuyas propiedades emergentes están sujetas a selección a nivel de especies, generando el patrón de especiación puntuada.

En este caso existe evidencia para el primer postulado más no para el segundo [9]. Aunque ciertos elementos son comunes en ambas explicaciones la diferencia más radical es que el proceso MaE se caracteriza por cambiar la dinámica evolutiva de la MiE en tiempo y producto, debido a que cambios fenotípicos derivados por procesos independientes a la acumulación de cambios genéticos, favorecen la selección a un nivel no genético (ya que allí impera la suficiente homogeneidad para cohesionar a la población), que es seguida de la selección convencional en la etapa de estasis subsiguiente:

"Gould thinks gene differences do not cause evolutionary changes in populations, they register those changes." Sterelny [10].

La reconquista y el surgimiento de las ciencias “ómicas”

La coherencia y relación de la tesis ontológica jerárquica con la variación no genética no fue aceptada por varios autores, por varias razones, una de ellas es que se puede invocar variación fenotípica sin base genética (en este caso es el ambiente el que mayor papel juega en la ecuación) y a su vez especiación a razón de esto (equilibrio puntuado), sin necesidad de considerar un nuevo tipo de entidades, cuya descripción apela a conceptos difíciles como emergencia, individualidad y límites espacio-temporales. En esta línea de pensamiento McShea en su revisión de la obra cúspide de Gould, comenta:

“... there is no necessary connection, despite the fact that punctuated equilibrium may have been important historically for psychological reasons, providing a way to *see* species as individuals and to *see* the sense in which hierarchical independence is possible. The worry... is that in connecting causal independence to punctuated equilibrium in this way, Gould may have “loaded [himself] with an unnecessary difficulty.” McShea D. [11].

Otra razón del rechazo fue la mal interpretación del equilibrio puntuado como una teoría que versa exclusivamente sobre el cambio acelerado, que para la época en que fue planteada explicaba a partir de alteraciones no genéticas del fenotipo, un fenómeno que venía a ser descrito posteriormente en términos de mutaciones genómicas, las cuales se demostraron con mayor evidencia que ocurren con alta frecuencia y son de dimensiones mayores cambio genético. De allí que si el equilibrio puntuado pretendía explicar eventos de especiación a partir de cambios drásticos no había razón para considerar dicho mecanismo como un nuevo *modo*, de nuevo por extensión de mecanismos microevolutivos, en particular del impacto de la mutación, basta para describir estas tendencias del pasado. De allí que en opinión de defensores de la síntesis moderna:

“(Punctuated equilibrium) it merely modified Neo-Darwinism in a manner that was fully compatible with what had been known before.” Maynard S. [12].

En el ejemplo de la radiación evolutiva de los cíclidos, los desarrollos tecnológicos contemporáneos han permitido demostrar que existen mecanismos genéticos tales como transferencia horizontal de genes, duplicaciones de genes y genomas, re-arreglos cromosómicos, cambios en redes regulatorias entre otros, permiten explicar el rápido origen de la diversidad morfológica y comportamental de los cíclidos de los lagos africanos:

“We found an excess of gene duplications in the East African lineage compared to tilapia and other teleost, an abundance of non-coding element divergence, accelerated coding sequence evolution, expression divergence associated with transposable element insertions, and regulation by novel microRNAs” Brawand D. et al. [13].

Las revueltas iniciales en el proceso independentista hispanoamericano fueron fuertemente contenidas. De manera similar el paradigma contemporáneo apoyado en el desarrollo de técnicas de análisis genético de alto rendimiento han frenado a quienes defienden la consideración de la MaE como nivel fenomenológico independiente, capaz de explicar la aparente diferencia entre cambio de las frecuencias alélicas en el seno de las poblaciones y descendencia con modificación. A razón de demostrar el fracaso en la identificación de un mecanismo o *modo* evolutivo propio y convincente de niveles de orden superior al nivel genético o genómico.

La reorganización y la independencia

Del grito al acto de independencia de las naciones hispanoamericanas hubo un periodo de diez a veinte años en los que se reinstauró la corona, sin embargo, a su vez, fue un periodo que permitió a los americanos reorganizar y solucionar los errores que condenaron al fracaso la primera declaración. Análogamente aceptar la derrota en la diferenciación fenomenológica de MaE y MiE a partir de los intentos paleontológicos, no es aceptar la reducción definitiva de la MaE a MiE, pero si permite superar las pretensiones iniciales de explicar los patrones paleontológicos de especiación y del reconocimiento ontológico de la especie con el fin reorganizar un mejor intento independentista bajo nuevos pilares, el cual superará las limitaciones metodológicas, empíricas y conceptuales de los anteriores intentos, incluso capaz de abarcar motivaciones de interés paleontológico más allá del énfasis sobre la especie:

“...the same process (The hypothesis of selection's Allmacht, and adaptation's ubiquity), by uniformitarian extension, cannot explain the origin of multicellularity, *the rise of mammals*, and the eventual emergence of human intelligence?” (Cursivas añadidas) Gould [4].

La primera falencia explicativa citada por Gould deriva de los problemas explicativos de la extrapolación de los mecanismos microevolutivos a la hora de entender las transiciones evolutivas en individualidad, las cuales involucran la emergencia de unidades previamente independientes en nuevas entidades de nivel superior con capacidad reproductiva autónoma, que para su funcionamiento como unidad, suprimen las unidades constitutivas previniendo la generación de conflictos, entre ellas se identifican el origen del genoma, la célula eucariota, la multicelularidad, la formación de colonias entre otras [14].

La segunda falencia (marcada en cursiva) es actualmente parcialmente señalada incluso como una fortaleza del neodarwinismo; mientras que, la última es la búsqueda de una explicación para el origen de los caracteres sujetos a variación, es el estudio de las innovaciones o transiciones evolutivas (en su sentido amplio). Rama en la que se ha centrado la EvoDevo no-neodarwinista y por ende se excluye del presente análisis [15].

La solución a estas fallas explicativas avivan el espíritu, no sólo de la maduración ontológica de la biología, sino también de la maduración fenomenológica de la biología evolutiva, que de hecho, es por sí misma un vacío tanto conceptual y empírico, una pregunta sobre si es o no unimodal el proceso evolutivo del cual poco se versa. Curiosamente quizá sin desearlo algunos autores identificados como opositores de la autonomía de la MaE se identifican ahora, gracias al desarrollo de las tecnologías de análisis genómico, como exponentes de algunas de las falencias que esgrimían sus opositores, uno de los ejemplos más notables es M. Lynch quien recientemente en un consorcio [16] expuso varias razones para destacar la insuficiencia de la teoría MiE en la explicación de la evolución a nivel celular, argumentando a favor de la importancia de la inclusión de mecanismos *proprios* de dicho nivel como constreñimientos biofísico-químicos y los marcadores epigenéticos.

Reformar un área como la MaE cuyo campo específico está ahora plenamente establecido, puede generar más dificultades a la hora de resolver algunas de las insatisfacciones previamente mencionadas, que aportar claridad teórica. Pero, probablemente, este no sería el caso al traer de vuelta esta línea de investigación para el estudio de las transiciones evolutivas en individualidad (TEI). Esto dado a que ambos programas han compartido parte de su historia junto con otros asociados como la teoría de la selección multinivel y las teorías de organización jerárquica, pero a causa de los diferentes objetivos su integración no se intentó realizar. Una nueva reunión de estas ideas bajo un mismo objetivo, permite reducir las complicaciones asociadas, pues TEI es una línea

cuyo objeto está aún en definición, ya que se encuentra en síntesis con programas paralelos. Incluso otorgaría claridad al programa empezando con resolver la ambigüedad de su nombre; ya que, la sentencia “transiciones evolutivas en individualidad” en ocasiones se refiere al conjunto de eventos evolutivos como tal y en otras ocasiones al programa de investigación [cf 17].

Es importante señalar que no es mérito del presente análisis sugerir dicha síntesis, desde ópticas diferentes autores como von Sydow que, como entusiasta de la teoría de la selección multinivel, cuestionó lo que él llama “Darwinian process-monism” (llamado aquí fenomenología unimodal de la evolución) [18]. La originalidad de la presente propuesta reside en reformar la teoría de la MaE, con el fin de hacerla una teoría central organizadora de los programas investigativos de la teoría de selección multinivel, la TEI, e incluso como se expondrá posteriormente de las teorías simbiogenéticas de la evolución.

La síntesis que en el momento se encuentra en desarrollo en el campo de la TEI es la unión de la perspectiva sincrónica (de la teoría de selección multinivel) y diacrónica (de la TEI) de la jerarquía ontológica biológica:

“The biological hierarchy, with its various levels of nestedness, is assumed to be in place; the question is about the level(s) at which selection currently acts, or acted in the recent past. (...)By contrast, in recent work on evolutionary transitions, (...) (the) question (is) about how the biological hierarchy originally evolved” Okasha [19].

Esta síntesis abre la posibilidad de estudiar mecanismos evolutivos (*modos*) independientes, exclusivos, característicos o relativos a cada nivel de la ontología jerárquica biológica, y este es el espacio que ocuparía la macroevolución, contribuyendo a evitar restricciones teóricas como el monismo darwiniano, evidenciadas en las nuevas preguntas derivadas de dicha síntesis:

“The challenge is to understand these transitions in Darwinian terms. Why was it advantageous for the lower-level units to sacrifice their individuality and form themselves into a corporate body? And how could such an arrangement, once first evolved, be evolutionarily stable? Okasha [19]

En este escenario se entendería la MaE como el área de la biología evolutiva que estudiaría tanto los mecanismos evolutivos *verticales* o los responsables de las transiciones en individualidad, a partir de la generación de rasgos emergentes, puntualmente aquellos que suprimen el conflicto de entidades de niveles inferiores; como también los mecanismos evolutivos que le son únicos a cada nivel, junto a la manera en que estos afectan o interactúan con otros niveles. Esta reformulación captura la pretensión inicial de Eldredge, al ignorar los tratamientos adicionales que realizó junto con Gould al incluir como pieza central de su trabajo el concepto de especie:

“These larger individuals (call them species for the moment) may be hypothesized themselves to exhibit some form of differential "success" within a still larger type of individual—say, a monophyletic group of two or more species. A generalization of this point of view (not, strictly speaking, particularly "punctuationalist") is this: ***for every kind of ontological "individual" in the biotic realm, there is a phenomenological level of the evolutionary process.***” (Cursivas del autor, énfasis del presente documento) Eldredge [20]

Si bien desde una perspectiva que ignore los propósitos e historia del programa de la MaE se podría lograr conceptualizaciones semejantes, incluirla enriquece la síntesis mencionada debido a que introduce la preocupación por la fenomenología evolutiva. Cuya conceptualización ha pasado desapercibida, quizá por el intento de los autores de mantenerse dentro del esquema neodarwiniano. La riqueza teórica es que permite evaluar el posible rol como mecanismo evolutivo que por sí solos pueden tener algunos procesos fundamentales, como los conflictos intra-nivel y su contraparte los mecanismos “policivos” de control, pues podría ser tratados no sólo como adaptaciones sino como expresiones evolutivas diferentes, capaces de generar dinámicas evolutivas particulares y aún no plenamente comprendidas como aquellas no relacionadas con la descendencia con modificación, como el origen del cáncer, la dispersión de los transposones a lo largo del genoma o la generación de proteínas con comportamiento auto replicable.

Otra ventaja que otorga la reconsideración de la MaE en la síntesis descrita es la filosofía de apertura crítica hacia interpretaciones de corte no neo-darwinista, y por ende a su vez, la actitud crítica contra el neodarwinismo.

La implementación del reformado campo de la MaE aquí presentado ya se ha venido realizando informal e intuitivamente en diversos autores dentro de la teoría simbiogenética de la evolución, aunque no disponen de una conceptualización ontológica jerárquica clara y no enuncien abiertamente la búsqueda de procesos evolutivos diferentes a los descritos en la MiE, han llegado a realizar afirmaciones compatibles con la perspectiva teórica aquí desarrollada, por ejemplo:

“[We need] to formulate a coherent theory of speciation that includes both genes and symbionts... to assess whether symbionts accelerate the evolution of reproductive barriers [compared to] other causes of reproductive barriers.” Wallin en O’Malley [21].

“(E)ndsymbiotic relationships offer their greatest explanatory value as model systems for macroevolution. Such systems can tell us a great deal about conflict and control dynamics in ongoing organismal interactions. (...) However, instead of focusing on “informational” properties ... focuses explanatorily on biochemical networks rather than genes, on phenotypic interactions rather than informational inheritance, on communities in addition to isolated organisms and lineages, organisms” O’Malley [21].

Por su parte Patrick Forterre sin un análisis teórico del impacto que tiene su contribución sobre la teoría evolutiva, evidencia como la interacción (simbiogenética o no) de los tres dominios de la vida con sus respectivos virus ha catalizado diversas transiciones evolutivas en individualidad, como la transición de RNA a DNA y la eucariogénesis a partir de una diversidad de mecanismos evolutivos invisibilizados en la teoría MiE [22].

El acto final en el que Hispanoamérica finalmente obtuvo su independencia no estuvo exento de los constantes intentos de contra-revolución, en varias naciones emergentes se organizaron guerrillas realistas con el fin de retornar el poder político a España. En este aspecto es de esperar que aún exista bastante resistencia en la independencia de la MaE, pero bajo la re-conceptualización presentada se espera que la propuesta de nuevos mecanismos no reducibles a los descritos en la MiE, conceptualmente más claros y experimentalmente refutables le otorgue a la MaE la fuerza necesaria para superar la resistencia contra-revolucionaria y ser catalogada como una teoría sobre los procesos evolutivos no reducibles a la MiE.

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

References

- [1] Futuyma, D. J. (2015). Can Modern Evolutionary Theory Explain Macroevolution? En E. Serrelli, & N. Gontier (eds), Macroevolution. Switzerland: Springer Intranational Publishing.
- [2] Ridley, M. (2004). Evolution. Blackwell Science Ltd
- [3] Folguera, G., & Lombardi, O. (2012). The relationship between microevolution and macroevolution , and the structure of the extended synthesis . History and Philosophy of the Life Sciences.
- [4] Gould, S. J. (2002). The structure of evolutionary theory. Harvard University Press.
- [5] Simpson, G. G. (1953). The major features of evolution. Simon and Schuster
- [6] Takahashi T. and Koblmüller S. (2011). The Adaptive Radiation of Cichlid Fish in Lake Tanganyika: A Morphological Perspective. International Journal of Evolutionary Biology
- [7] Vrba E. S. (1980). Evolution, species and fossils-how does life evolve. South African Journal of Science
- [8] West-Eberhard M. (2003). Developmental Plasticity and Evolution. OUP USA
- [9] Meyer, A. (1987). Phenotypic plasticity and heterochrony in *Ciclasoma managuense* (Pisces, Cichlidae) and their implications for speciation in cichlid fishes. Evolution.
- [10] Sterelny, K. (2001). Dawkins vs. Gould: Survival of the Fittest. Totem Books.
- [11] McShea, D. (2004). A Revised Darwinism. Biology and Philosophy.
- [12] Maynard S. (1984). Paleontology at the high table. Nature
- [13] Brawand D. et al., (2014). The genomic substrate for adaptive radiation in African cichlid fish. Nature.
- [14] Michod, R. (1999) Darwinian Dynamics: Evolutionary. Transitions in Fitness and Individuality, Princeton University Press.
- [15] Pigliucci, M., & Müller, G. (2010). Evolution: The extended Synthesis. MIT.
- [16] 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. Proceedings of the National Academy of Sciences.
- [17] Agren J. (2014). Evolutionary transitions in individuality: insights from transposable elements. Trends in Ecology & Evolution.
- [18] von Sydow, M. (2012). From Darwinian Metaphysics towards Understanding the Evolution of Evolutionary Mechanisms: A Historical and Philosophical Analysis of Gene-Darwinism and Universal Darwinism.

[19] Okasha, S. (2006). Evolution and the levels of selection. *Journal of Chemical Information and Modeling* (Oxford).

[20] Eldredge N. (1982). Phenomenological levels and evolutionary rates. *Systematic Zoology*.

[21] O'Malley, M. A. (2015). Endosymbiosis and its implications for evolutionary theory. *Proc Natl Acad Sci*.

[22] Forterre P. (2006). The origin of viruses and their possible roles in major evolutionary transitions. *Virus Research*.

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.