

**UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID  
FACULTAD DE FILOSOFÍA**



**TESIS DOCTORAL**

**Construcción de nichos temporales: hacia una representación  
sinecológica de la teoría evolutiva**

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR

PRESENTADA POR

**Dancizo Yarness Toro-Rivadeneira**

Director

**Mauricio Suárez Aller**

Madrid

**UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID**  
FACULTAD DE FILOSOFÍA



**TESIS DOCTORAL**

CONSTRUCCIÓN DE NICHOS TEMPORALES:  
HACIA UNA REPRESENTACIÓN SINECOLÓGICA DE LA TEORÍA EVOLUTIVA

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR

PRESENTADA POR

Dancizo Yarness Toro-Rivadeneira

DIRECTOR

Prof. Dr. Mauricio Suárez Aller

*Para mi holobiocenosis:*

*A mis padres Dancizo y Margorie  
quienes construyen y heredan  
el nido donde crecen mis sueños  
el árbol donde han brotado mis asombros.*

*A mis hermanas Ruby y Desireé  
por cuidar creativamente  
de aquel sistema.*

*En agradecimiento:*

*A Mauricio Suárez Aller por dirigir las ideas de esta investigación, su generosa atención y acompañamiento intelectual han sido fundamentales.*

*A Eduardo Roldán Schuth por su confianza y apoyo al permitirme investigar la evolución de algunos procesos que guían la conformación de las células.*

*A la memoria de José Luis González Recio con quien inicié este camino en el que perviven de él gratos recuerdos y alguna palabra acuñada.*

*CITACIÓN RECOMENDADA: Toro-Rivadeneira, D. (2021). Construcción de nichos temporales: Hacia una representación sinecológica de la teoría evolutiva. Tesis doctoral. Universidad Complutense de Madrid. Madrid, España.*

*“En efecto, dado que afirman que en todas las cosas la naturaleza aspira a lo mejor, y que es mejor ser que no ser, pero es imposible que el ser esté presente en todas las cosas debido a lo muy lejos que se encuentran del principio, el dios consumó el universo en el único modo que le restaba, haciendo ininterrumpida la generación. Pues así el ser puede poseer el mayor grado de consistencia, gracias a que el perpetuo producirse de la generación es lo más cercano que hay a la sustancia.”*

ARISTÓTELES. *Acerca de la generación y la corrupción.* 336b 25-31

*“Hay un pacto entre los de Regio y los de Lócride, en virtud del cual pueden pasar los unos al territorio de los otros y cultivar unos la tierra de los otros. Mas las cigarras de ambos territorios no están de acuerdo con ellos, puesto que la cigarra de Lócride es absolutamente muda en Regio, y lo mismo, la de Regio en Lócride. Ni yo ni ningún otro, a menos que sea un jantancioso, sabe cual es la causa de este intercambio. Solo lo sabe, oh moradores de Regio y Lócride, la Naturaleza. Hay un río que separa ambos territorios, pero sus orillas están solo a un pleetro de distancia, y, sin embargo, estos insectos no pasan de un territorio a otro. Y en Cefalonia hay un río que causa la fertilidad y la infertilidad de las cigarras.”*

CLAUDIO ELIANO. *Historia de los Animales Libro V- 9*

*“¿Cuál es la premisa de esta teoría? Que una particularidad es algo que existe por sí mismo. Pensemos en algún animal: tiene las características de la especie, de sus congéneres. Una particularidad accidental se suma a esas características comunes, sin modificar el resto. Es como un punto pequeño que se modifica, que se enriquece en el animal. Pero ¿podemos suponer que las cosas se dan de esa manera? ¿No es acaso evidente, señores, que en un animal toda particularidad nueva implica un cambio general y radical de la vitalidad entera? Pensemos en una flor que siempre ha sido blanca una especie de flor siempre blanca. Un buen día aparece una flor del mismo género pero roja. ¿Será que la naturaleza tomó un pincel y simplemente pasó una capa de color en lo que antes era una flor blanca? Evidentemente, no. No es algo que se agrega, que se suma, a las características preexistentes. Esta flor nueva debe ser roja, en cierta forma, hasta la raíz. El color debe haberla penetrado: es una modificación evidentemente profunda de su vitalidad.”*

HENRI BERGSON. *Historia de la idea del tiempo,* 2018:58

*“El tiempo es realmente la cuarta dimensión de los organismos vivos. Entra como una parte en la constitución de un tejido. Las colonias de células, u organismos, son eventos que progresivamente se desdobl原因 a sí mismos. Tienen que estudiarse como una historia. Un tejido consiste en una sociedad de organismos complejos que no responden de manera instantánea a los cambios del medioambiente. La extensión temporal de un tejido es tan importante como su existencia espacial.”*

ALEXIS CARREL. 1931:295

*“Muchas de las dificultades de la biología surgen de la necesidad de pensar simultáneamente en varias escalas de tiempo. Si pensamos demasiado exclusivamente en la escala de tiempo molecular, seremos guiados al materialismo mecanicista. Si pensamos exclusivamente en la escala evolucionaria, seremos conducidos a una exagerada teleología (...). Cuando pensar en nuestra escala de tiempo favorita ya no nos ayuda, empezamos a hablar de misterios insolubles.”*

J. B. S. HALDANE. *El tiempo en la biología,* 1965:11-30

# ÍNDICE

<b>ABSTRACT</b>	(0)
<b>RESUMEN</b>	(1)
<b>1. REPRESENTACIÓN SINECOLÓGICA DE LA TEORÍA EVOLUTIVA</b>	(2)
<b>1.1. Representación sinecológica y construcción de nichos</b>	(4)
1.1.1. La construcción de una metáfora: <i>La metáfora sinecológica para la representación evolutiva</i>	(5)
1.1.2. Una metáfora para la construcción: <i>La metáfora sinecológica para la construcción de nichos</i>	(11)
1.1.3. Sinecología y Representación Estándar de la Teoría Evolutiva	(20)
1.1.4. Sinecología y Representación Estándar de la Teoría Ecológica	(25)
<b>1.2. Representación sinecológica: estructura erotética, visión fenológica</b>	(33)
1.2.1. RSTE: Agenda de preguntas y ámbito erotético	(34)
1.2.2. RSTE: Imperativos sinecológicos	(39)
1.2.3. Teoría de la Construcción de Nichos y Fenología	(52)
1.2.4. Ritmos biológicos y producción de estructuras fenológicas	(55)
<b>1.3. Metaholobionte Sinecológico</b>	(63)
1.3.1. Individualidad, continuidad y persistencia sinecológica	(65)
1.3.1.1. Representación Ecológico-Evolutiva de la Individualidad Sinecológica <i>(REEIS)</i>	(72)
1.3.1.2. Representación Construccional del Nicho Sinecológico <i>(RCNS)</i>	(76)
1.3.2. Holobiocenosis	(79)
1.3.3. Metaholobiontes, sistemas sinecológicos y unidades de análisis	(82)
1.3.4. Jerarquía, recursividad, niveles móviles y contextos de construcción	(89)
<b>2. CONSTRUCCIÓN DE NICHOS SINECOLÓGICOS</b>	(96)
<b>2.1. Construccinismo de nicho, constructivismo social, agendas de preguntas y pluralismo ontológico</b>	(99)
2.1.1. Interpretación filosófica del construccionismo: <i>Construcción social de la ciencia</i>	(101)
2.1.2. Metáfora de la adaptación de los organismo y metáfora de la construcción de los entornos	(112)
2.1.3. Constructivismo social de la ciencia y construcción orgánica del medio ambiente	(118)
<b>2.2. Modificación sinecológica de los entornos</b>	(126)
2.2.1. Modificación del ambiente, roles ecológicos y división de nichos	(128)
2.2.2. Construcción de nichos y producción de entornos	(139)
<b>2.3. Actividades de Construcción de Nichos Sinecológicos (ACNS)</b>	(146)

2.3.1. Categorías Estándar de las Actividades de Construcción de Nichos	(148)
2.3.2. Herencia de nichos, recurrencia e inducción de procesos	(155)
<b>3. CONSTRUCCIÓN DE NICHOS FENOLÓGICOS</b>	<b>(165)</b>
<b>3.1. Estructura fenológica de los Nichos Sinecológicos</b>	<b>(168)</b>
3.1.1. Reciprocidad funcional, sincronización recíproca	(169)
3.1.2. Coexistencia, relaciones simbióticas, relaciones fenológicas	(172)
3.1.3. Narrativa sinecológica-fenológica	(178)
3.1.4. Dinámica de la Construcción de Nichos Temporales	(186)
<b>3.2. Modificación fenológica del entorno temporal</b>	<b>(190)</b>
3.2.1. Variaciones e innovaciones fenológicas	(194)
3.2.2. Paisaje simbiótico y paisaje fenológico	(200)
3.2.3. Características del paisaje temporal y fenológico	(206)
<b>3.3. Construcción sinecológica de los nichos fenológicos</b>	<b>(209)</b>
3.3.1. Categorías de las Actividades de Construcción de Nichos Fenológicos	(211)
3.3.1.1. <u>CNF-0</u> : Modificación de cronogramas etológicos propios <i>(hábitos o interacciones con contextos)</i>	(218)
3.3.1.2. <u>CNF-1</u> : Modificación de cronogramas simbióticos <i>(interacciones simbióticas)</i>	(222)
3.3.1.2.1. <u>CNF-1.1</u> : Accionando directamente sobre los socios evolutivos	(224)
3.3.1.2.2. <u>CNF-1.2</u> : Construyendo estructuras o aprovechando estructuras naturales	(230)
3.3.1.2.3. <u>CNF-1.3</u> : Estableciendo nuevos hábitats	(234)
3.3.1.3. <u>CNF-2</u> : Modificación de cronogramas ontogenéticos <i>(interacción entre ciclos vitales)</i>	(244)
3.3.1.4. <u>CNF-3</u> : Modificación de ciclos vitales e historias de vida <i>(construcción de ciclos vitales)</i>	(252)
<b>4. CONCLUSIONES</b>	<b>(274)</b>
<b>GLOSARIO</b>	<b>(280)</b>
<b>BIBLIOGRAFÍA</b>	<b>(285)</b>

## ABSTRACT

In the present research, temporary niches are defined according to the hypothesis of their biological production (Temporary Niche Construction Hypothesis). The concept of temporal niche allows us to understand the dynamics of biological communities. Temporal niches contribute evolutionarily to the coexistence, production, and maintenance of organismal diversity. Thus, the concept of temporal niche is fundamental to describe, understand and integrate phylogenetic, ontogenetic and synecological processes. To correctly use the theoretical potential of the temporal niche concept, as well as to understand the evolutionary process of its construction, I suggest it is necessary to attend to the functional (symbiotic) and temporal (phenological) relationships that are actualized and converge at the level of biological communities (synecology). For this purpose, the "standard representation" of evolution is insufficient and can lead to errors in the substantiation of the most relevant processes. It must therefore be replaced by a broader representation. I will call this new evolutionary representation "Synecological Representation". I argue that to consolidate the synecological representation it is necessary to revise fundamental philosophical concepts in biology such as continuity, persistence, causality, identity, and biological similarity considering the most relevant theoretical contributions of evolutionary biology after the New Synthesis. The result is an evolutionary representation that focuses on the processes of cooperation, coordination and synchronization deployed by biological communities. From this more holistic and global perspective, organisms structure their ecological and evolutionary dynamics through the construction of their synecological environments, modifying not only physicochemical relationships, as fundamentally happens in the traditional framework of the theory of niche construction (TNC); but, above all, modifying symbiotic and phenological relationships. In short, the proposal developed here describes a broader evolutionary dynamic than is usually considered, with three fundamental attributes: synecological, symbiotic and phenological.

## RESUMEN

En la presente investigación se definen los nichos temporales de acuerdo con la hipótesis de su producción biológica (*Hipótesis de la Construcción de Nichos Temporales*). El concepto de nicho temporal permite entender la dinámica de las comunidades biológicas. Los nichos temporales contribuyen evolutivamente a la coexistencia, la producción y el mantenimiento de la diversidad de los organismos (Venail *et al.* 2011; Tan *et al.* 2013; Maia-Carneiro & Rocha 2021). Así, el concepto de nicho temporal es fundamental para describir, entender e integrar procesos filogenéticos, ontogenéticos y sinecológicos. Se propone que para utilizar correctamente el potencial teórico del concepto de nicho temporal, así como para entender el proceso evolutivo de su construcción es necesario atender a las relaciones funcionales (*simbióticas*) y temporales (*fenológicas*) que se actualizan y convergen en el ámbito de las comunidades biológicas (*sinecología*). Para ello la “representación estándar” de la evolución resulta insuficiente y puede llevar a cometer errores de fundamentación de los procesos más relevantes. Debe sustituirse, en consecuencia, por una representación más amplia. Llamaré a esta nueva representación evolutiva “*Representación Sinecológica*”. Defiendo que para consolidar la representación sinecológica es necesario revisar conceptos filosóficos fundamentales en biología como *continuidad, persistencia, causalidad, identidad y semejanza biológica* considerando los aportes teóricos más relevantes de la biología evolutiva posterior a la Nueva Síntesis. El resultado es una representación evolutiva que se centra en los procesos de cooperación, coordinación y sincronización desplegados por las comunidades biológicas. Desde esta perspectiva más holista y global, los organismos estructuran el dinamismo ecológico y evolutivo mediante la construcción de sus entornos sinecológicos, modificando no solo relaciones fisicoquímicas, como fundamentalmente sucede en el marco tradicional de la teoría de construcción de nichos (TNC); si no, ante todo, modificando relaciones simbióticas y fenológicas. En definitiva, la propuesta aquí desarrollada describe una dinámica evolutiva más amplia de la que se considera habitualmente, con tres atributos fundamentales: *sinecológica, simbiótica y fenológica*.

## 1 REPRESENTACIÓN SINECOLÓGICA DE LA TEORÍA EVOLUTIVA

*Son dulces las audibles melodías, más aún  
las inauditas;  
Sigán entonces los suaves juncos silvando  
(...).*  
**JOHN KEATS**<sup>1</sup>

Se presenta aquí el Programa de Investigación Sinecológico-Evolutivo. Este programa de investigación está fundamentado sobre una representación novedosa de la evolución biológica: la Representación Sinecológica de la Teoría Evolutiva (RSTE). La RSTE describe y busca explicar los procesos evolutivos en el seno de las comunidades biológicas mediante actividades que estructuran el Sistema Sinecológico integrando así ecología y evolución. En contraste, pero no en oposición a la Representación Estándar de la Teoría evolutiva (RETE) adopto el conjunto de cuatro marcos conceptuales no integrados de modo consistente ni en la genética ni en la ecología de poblaciones. Cada uno de estos marcos conceptuales expone una agenda de preguntas sin resolver que requieren de un cambio de perspectiva tanto en lo que concierne al problema de la individualidad biológica como en lo que atañe al asunto de la causalidad evolutiva. Sugiero que estos marcos conceptuales antes que adaptarse a la genética y la ecología de poblaciones –tal y como se tiende a sugerir desde una Síntesis Extendida en Evolución– deben de conciliar entre sí un arreglo teórico que les otorgue relativa independencia como para fundar un nuevo programa de investigación en evolución y ecología *coexistente con* y no *reducido a* el programa adaptacionista. El acuerdo entre estos marcos conceptuales mencionados es lo que se denomina aquí *Representación sinecológica de la Teoría Evolutiva*. La estructura de este acuerdo es lo que se llama *Programa de Investigación Sinecológico-Evolutivo*. Es importante dejar constancia, en cuanto antes, de que me moveré en un ámbito ontológico y metodológico pluralista que recomienda la posibilidad de elección entre distintos programas de investigación cuyas representaciones de la teoría evolutiva están de acuerdo con el agregado de preguntas que cada una de ellas considera relevantes dado cierto conjunto de intereses. A lo largo de este capítulo definiré dos puntos fundamentales de la representación sinecológica de la teoría evolutiva: En *primer lugar* (*vid.* 1.1) señalaré a la

---

<sup>1</sup> “Heard melodies are sweet, but those unheard / Are sweeter; therefore, ye soft pipes, play on; / Not to the sensual ear, but, more endear'd, / Pipe to the spirit ditties of no tone: / (...)” Keats, J. (1819). Ode on a Grecian Urn.

*Sinecología* como marco conceptual fundamental que permite considerar de modo conjunto evolución y ecología mediante los procesos de **construcción de nichos**. Son estos los procesos que estructuran acuerdos simbióticos y fenológicos. En *segundo lugar* (vid. 1.2) ofreceré la **agenda de preguntas** que impulsa esta investigación y responderé al panorama evolutivo actual planteando aquello que se definirá como **imperativos sinecológicos**, necesarios para describir los **aspectos fenológicos** de la construcción de nichos. Finalmente, en *tercer lugar* (vid. 1.3) propondré que existe una estructura sinecológica en la que es posible estudiar el proceso de *estructuración* de estos acuerdos simbióticos y fenológicos: el **Metaholobionte Sinecológico**.

## 1.1 Representación sinecológica y construcción de nichos

Señalaré a la *Sinecología* como marco conceptual fundamental que permite considerar de modo conjunto procesos evolutivos y ecológicos mediante las actividades de *construcción de nichos*. Empezaré (*vid.* 1.1.1) haciendo un recorrido sobre la metáfora “reversible” de los organismos como comunidades biológicas, mediante el concepto de *holobionte*, a la vez que exploraré el concepto de comunidad biológica como organismo – mediante la definición del *metaholobionte sinecológico*–. El uso adecuado de esta metáfora requiere entender las relaciones sinecológicas desde una perspectiva procesal que nos previene del *mecanicismo*, la *teleología* y el *esencialismo*. Así mismo, la RSTE permitiría centrar esta investigación en las relaciones sinecológicas y no en las *mereológicas* y *genealógicas*. A partir de aquí (*vid.* 1.1.2) se irá reformulando la *Teoría de Construcción de Nichos* (TCN). En su versión estándar la TCN no permite entender la construcción en un sentido más amplio que aquel definido por actividades paradigmáticas de construcción de nichos, las cuales se miden con arreglo al *nicho adaptativo* y a la modificación de aspectos fisicoquímicos del *nicho poblacional*. Así, la perspectiva sinecológica ofrece una metáfora para la “construcción” de nichos a nivel comunitario. La pertinencia de esta metáfora ha de evaluarse principalmente por rasgos biológicos que implican cierta dificultad al momento de definirse como rasgos homólogos como los acuerdos simbióticos y los ritmos biológicos. Finalmente, haré algunas distinciones necesarias entre la representación sinecológica y las representaciones estándar de las teorías evolutiva (*vid.* 1.1.3) y ecológica (*vid.* 1.1.4) a fin de justificar la pertinencia de la RSTE conforme al objetivo de esta investigación: Definir el proceso evolutivo como *la estructuración de las comunidades de organismos coexistentes mediante la producción de acuerdos cooperativos, coordinados y sincronizados*.

### 1.1.1. La construcción de una metáfora: La metáfora sinecológica para la representación evolutiva

El **organicismo** ha superado la metáfora del viviente-máquina. Ninguno de los niveles fundamentales de organización biológica (células, órganos u organismos) están compuestos y diseñados al modo de un instrumento artificial, o son siquiera cosas cuya persistencia real sea comparable con la persistencia del nombre que las define<sup>2</sup>. Tras décadas de descubrimientos y reflexiones teóricas podemos afirmar que plantas y animales nunca hemos sido individuos biológicos (Gilbert *et al.* 2012) susceptibles, en tanto que tales, de ser estudiados como unidades entitativas que establecen vínculos de interacción simple. Las nociones biológicas de unidad (anatómica, embriológica, fisiológica, genética, inmune o evolutiva) refieren actualmente más bien a una comunidad de comunidades biológicas anidadas en estructuras **holobiontes** (Gr. ὅλος *todos*; βίος *vida*). Esta reflexión sobre la individualidad de los organismos tiene largo alcance y empieza, así mismo, a arrojar luz sobre la organización de las comunidades ecológicas. Las comunidades se estructuran como sistemas de interacciones ecoevolutivas en las que los holobiontes persisten anidados en una matriz microbiológica. En ella, los límites entre desarrollo, evolución y ecología son reversibles pues hacen difusa la dualidad teórica entre medio ambiente y organismo. No siendo adecuado definir organismos o comunidades como unidades conformadas por mecanismos simples, hemos de renunciar al mecanicismo. **Mecanicismo, teleología y esencialismo** van de la mano. Estos criterios pormenorizan la reciprocidad y la *co-*determinación de la totalidad de los procesos biológicos, así como su temporalidad activa (*cf.* Bergson 1907, 1934; Whitehead 1917, 1919, 1920, 1925, 1929; Woodger 1929a, 1929b, 1930a, 1930b, 1931; Levins & Lewontin 1985; Dupré & Nicholson 2018).

Las relaciones mereológicas (relaciones entre las partes y sus todos) son deficientes para definir la dialéctica entre las partes constitutivas y el todo constituido si destacan exclusivamente las relaciones entre partes materiales y complejos mecánicos según planes de diseño. *Son los procesos los que estructuran jerarquías.* Se ordenan en el espacio mediante acoplamientos *cuasi-* mecánicos de las partes estabilizadas de un proceso, pero ante todo, se ordenan en un paisaje ecológico mediante acuerdos funcionales *auto-*

---

<sup>2</sup> Nominalismo en el sentido filosófico de que no existirían propiedades universales.

sostenidos y sincronizaciones espontáneas (cf. Sumpter 2006; Varlet *et al.* 2020) que otorgan persistencia dinámica a la estructura orgánica (cf. Russell 1930; Woodger 1929; Waddington 1957). Los organismos (su metabolismo y desarrollo), las relaciones entre estos y sus entornos, así como el mismo evento evolutivo, comparten rasgos que facilitan su definición procesal. En un sentido ontológico, las entidades o “cosas” dependen de la existencia de los procesos (cf. Dupré & Guttinger 2016; Dupré & Nicholson 2018). *Los procesos son más fundamentales que las cosas.*

Entidades como “genes ortólogos”<sup>3</sup>, “rasgos homólogos”, “individuos darwinianos”, “poblaciones mayrianas” o “nichos adaptativos” dependen de la existencia de procesos como *metabolismo, desarrollo, construcción de nichos, herencias ecológicas* y desde luego, del proceso mismo de la *evolución adaptativa*. Por ello el mecanicismo ha resultado limitado a la hora de atender a la naturaleza misma de estos procesos. Es lógico adoptar, en consecuencia, la idea alternativa. “Si resulta que el proceso es realmente el concepto correcto para dar sentido a la naturaleza, entonces esta es una buena razón para esperar que la naturaleza se componga ontológicamente de procesos.”<sup>4</sup>

Sin embargo, la ***Representación Estandarizada de la Teoría Evolutiva (RETE)*** sitúa su nivel de interés en los rasgos biológicos de unidades entitativas de análisis. Un rasgo morfológico en relación de homología, por ejemplo, establece una relación de semejanza solo posible mediante una suposición doble. Supone la realidad discreta de dichos rasgos en sendos organismos, así como la realidad discreta de los clados a los cuales los organismos pertenecen. En el mapa anatómico de un organismo las partes permanecen separadas y externas entre sí. Siguiendo estos mismos principios, en el mapa filogenético, los clados divergen y pueden distinguirse. Lo que en el análisis anatómico-morfológico se distingue como una parte en relación con la totalidad del cuerpo, un paso más adelante, en el análisis filogenético, se distingue como una relación de semejanza conforme al uso de ***hipótesis de homología***<sup>5</sup> y en relación con la totalidad del clado.

---

<sup>3</sup> Genes homólogos que fueron separados por especiación. Los genes parálogos, por otra parte, son genes homólogos que fueron separados por duplicación de genes. (cf. Koonin 2005).

<sup>4</sup> “If it turns out that process is indeed the right concept to make sense of nature, then this is as good a reason as we can expect for taking nature to be ontologically composed of process.” Dupré & Nicholson 2018:4

<sup>5</sup> Hipótesis sobre el origen común de un rasgo biológico semejante entre especies distintas.

Las homologías son consideradas “unidades morfológicas-embriológicas, taxonómicas y evolutivas”<sup>6</sup>. Los rasgos homólogos sufren una doble acción del análisis: la primera acción es anatómica, la segunda filogenética. A partir de aquí, mediante la noción de homología<sup>7</sup>, la relación entre partes y todos (*relaciones mereológicas*) es subsumida por la relación entre antecesores y descendientes (*relaciones genealógicas*). Ambos tipos de relaciones –concomitantes al ejercicio de la separación de las partes de sus todos– excluyen por completo un tercer tipo de relaciones: *las relaciones sinecológicas*. Esta exclusión de las relaciones sinecológicas en la RETE no es una consecuencia *de*, sino una condición *para* su propio desarrollo. Por el contrario, los organismos no son reconocidos aquí exclusivamente o de un modo prioritario como entidades discretas en el seno de sus acervos genéticos poblacionales. De un modo muy distinto aquí se reconoce a los organismos como persistencias más o menos estables, recíprocas y rítmicas que desarrollan su ciclo vital en el seno de sus comunidades biológicas. En la comunidad biológica los elementos y los productos que se identifican individualmente como entidades son persistencias momentáneas dentro de un sistema de procesos anidados que se expresan mediante funciones y ritmos gradientes, no mediante mecanismos centralizados.

El esfuerzo explicativo no apunta a rastrear los linajes de rasgos morfogenéticos aislados o a representarse el cambio evolutivo exclusivamente en términos de mutación genética, deriva y selección. El esfuerzo será aquí dedicado a comprender la *estructuración funcional y temporal de la comunidad biológica*. Algo más parecido a una tarea fisiológica y menos a una tarea filogenética. Una labor semejante en mayor grado a una descripción “metabólica” y “del desarrollo” e indudablemente distinta a una descripción “anatómica” de las comunidades biológicas.

La *Representación Sinecológica de la Teoría evolutiva (RSTE)* consiste en representar la teoría evolutiva como *un conjunto de marcos conceptuales o programas de investigación que aspiran a comprender la producción biológica de un agregado de relaciones temporales (nichos temporales) y funcionales (nichos sinecológicos) que facilitan y promueven la coexistencia de los organismos en una unidad orgánica – ecológica, a la vez que evolutiva– denominada aquí Metaholobionte Sinecológico*.

---

<sup>6</sup> “(...) homologues are important morphological-developmental, taxonomic, and evolutionary units.” Brigandt & Griffiths 2007: 634

<sup>7</sup> Esto es, la relación de semejanza de una unidad biológica debida a una relación de común ascendencia.

“Estamos en medio de un cambio de paradigma en biología”<sup>8</sup>. “Un momento en el que se están produciendo cambios fundamentales en el pensamiento en las ciencias de la vida”<sup>9</sup> y es necesario afinar nuestros mejores conceptos biológicos (*cf.* McFall-Ngai *et al.* 2013; Theis *et al.* 2016; Lim & Bordenstein 2020). Aquí se intentará proporcionar razonamientos, justificaciones e imágenes que puedan fundamentar la concreción de una metáfora vivaz en reemplazo de otra ya taxidermizada (la metáfora del viviente-máquina). Más que aportar datos esta metáfora facilita –en el *programa de investigación* que hace uso de ella– la integración un nuevo marco teórico para la interpretación de datos que se han acumulado (*cf.* Gilbert 2019). Se trata de una metáfora orgánica que se impone rotundamente sobre la metáfora mecánica en evolución (Oyama 1985; Nijhout 1990; West-Eberhard 2003), la cual *consiste en entender a las comunidades biológicas como unidades orgánicas cuyo metabolismo y desarrollo configura el ecosistema mediante la producción de nichos*. Las comunidades se organizan como holobiontes, o más precisamente, como *metaholobiontes sinecológicos: sistemas de organismos que permiten el análisis de procesos ecoevolutivos tal y como se configuran a escala de una comunidad biológica*.

Así mismo, el nivel sinecológico actúa como un límite para definir dinámicamente la relación entre procesos involucrados en el metabolismo, desarrollo, etología, construcción y herencia de nichos, fenología y evolución adaptativa. El límite a partir del cual no existen procesos evolutivos *por un lado* y procesos ecológicos *por otro*. Si bien me referiré a este ámbito como una unidad de eventos sinecológicos, esta no es una composición de los organismos que la constituyen. De ser así, incurriríamos nuevamente en una relación mereológica común de partes y todos mecánicos siendo los holobiontes partes acopladas del metaholobionte sinecológico. Por el contrario, cada uno de estos elementos simbióticos recapitula, a su vez, la funcionalidad del sistema total. Es decir, que a cambio de que el metaholobionte sinecológico sea la síntesis de todos los simbiotes son estos –siendo ellos mismos comunidades de organismos– los que permiten analizar la estructura de la comunidad sinecológica. Lo crucial es la *estructura sinecológica* constituida por las relaciones funcionales dinámicas (*relaciones simbióticas*) que se desarrollan mediante un ritmo de ejecución recíproca (*relaciones fenológicas*). No se trata de relaciones meramente

---

<sup>8</sup> “We are in the midst of a paradigm change in biology: animals and plants can no longer be considered individuals, but rather holobionts, each of which is an independent biological entity and an independent level of selection in evolution.” Rosenberg & Zilber-Rosenberg 2014:169

<sup>9</sup> “(...) fundamental shifts in thinking are occurring in the life sciences, but when the metaphorical ground has not yet settled under our feet.” Bosch & Miller 2016:1

espaciales en una estructura rígida. Por lo tanto, tampoco podrán ser rígidos los conceptos y criterios de individuación biológica. Estando cada elemento en reciprocidad funcional y temporal con la totalidad de la comunidad biológica, *la unidad del sistema sinecológico es la misma ejecución funcional y temporal de la estructura.*

La teoría holobionte proporciona un marco teórico para el estudio de las interacciones huésped-simbionte (Zilber-Rosenberg & Rosenberg 2008; Theis *et al.* 2016; Lee *et al.* 2019). Dada la complejidad de los procesos ecoevolutivos integrales entre ecología microbiana y sinecología funcional (VanInsberghe *et al.* 2020; Rainey & Quistad 2020; Kohl 2020), es necesario disponer de un marco conceptual que facilite una interpretación unitaria del contexto en el que estas relaciones simbióticas se desarrollan.

Algunos estudios recientes (Vannier 2017; Vannier *et al.* 2019) ponen énfasis en la necesidad de extender el concepto de holobionte para incluir redes de organismos clonales que intercambian y comparten comunidades de microorganismos a lo largo del *desarrollo de sus comunidades biológicas*. En plantas, por ejemplo, procesos involucrados en la herencia horizontal, la hibridación y la herencia pseudovertical de completas comunidades de microorganismos entre generaciones de hospedadores vegetales ha llevado a postular el concepto de ***Metaholobionte***. La extensión del concepto de holobionte al de metaholobionte resulta fundamental para comprender la estructura y la evolución de estas redes funcionales y específicamente –según aquí se propone– reflexionar sobre los acuerdos (Lat. *ac- cordare* juntar, sincronizar corazones) en el despliegue de tales ejecuciones. Debido a la naturaleza quimérica de la mayoría de los genomas (Syvanen & Ducore 2010) –y dada la profunda intervención del medio ambiente en la expresión fenotípica de los organismos– *es casi imposible establecer una simetría entre genes, proteínas, funciones y linajes*. Adhiriéndome a esta incipiente corriente de pensamiento biológico, pero generalizándola a la totalidad de las comunidades biológicas, y no solo a las comunidades de plantas clonales<sup>10</sup>, emprendo esta investigación con el objetivo de entender los caracteres simbióticos (funcionales) y rítmicos (fenológicos) que se producen en el desarrollo del ***Metaholobionte sinecológico***.

---

<sup>10</sup> Tal ha sido la expectativa declarada por Vannier *et al.* (2019:1): “This paper, which coins the meta-holobiont concept, is expected to stimulate discussion and to be applied beyond the context of networked clonal plants (...).”

El metaholobionte sinecológico es una comunidad biológica que puede entenderse como *un anidamiento de asociaciones simbióticas de holobiontes en el que cada proceso contribuye a la construcción de los nichos y a la generación de esquemas temporales sobre los que discurren los procesos ecoevolutivos*. Esta visión conjunta de la comunidad como organismo y del metaorganismo como unidad ecoevolutiva permite las siguientes generalizaciones:

a) En tanto que totalidades orgánicas, las comunidades biológicas pueden desarrollarse, metabolizar, modificar su hábitat y evolucionar recíprocamente.

b) En tanto que organismos interdependientes y coexistentes, las comunidades biológicas regulan su participación conjunta en la ejecución de un todo simbiótico rítmicamente integrado: el ecosistema.

Gran parte del esfuerzo dedicado en esta disertación consiste en estudiar un cierto tipo de procesos fundamentales en el desarrollo del metaholobionte sinecológico: *los procesos que desencadenan en la construcción de los nichos sinecológicos y fenológicos*.

### 1.1.2. Una metáfora para la construcción: La metáfora sinecológica para la construcción de nichos

Sin una representación sinecológica de la evolución la *Teoría de la Construcción de Nichos* (TCN) es impotente para madurar su potencial conceptual originario (Waddington 1959; Lewontin 1983; Odling-Smee 1988) e incorporarse en el marco de una descripción evolutiva que no excluya por defecto los procesos ecoevolutivos que se desarrollan desde *el punto de vista de la ecología de las comunidades*.

Se requiere aquí un *cambio conceptual* para afrontar problemas como la estructuración de los ciclos biológicos y las variaciones e innovaciones evolutivas en un contexto sinecológico o fenológico. Incluso si la TCN acentúa las “características inusuales de las poblaciones” y revela “resultados no triviales” del paisaje fenotípico en relación con el ritmo de su estructuración<sup>11</sup>, estos productos teóricos tendrán poco provecho si se asimilan con descripciones estandarizadas e interpretaciones meramente adaptacionistas como sucede con la *Síntesis Moderna en Evolución* (SME). Incluso si los componentes conceptuales de la construcción de nichos están implícitos en varios modelos estándar de la genética de poblaciones (Odling-Smee 2010), estos, persistiendo en la línea de la “*perspectiva heredada*” (Uller & Helanterä 2019) no hacen el mejor uso teórico de los mismos. Esto es aplicable a modelos evolutivos como el de los *fenotipos extendidos* (Dawkins 1982, 2004), la *selección de hábitat* (Hanski & Singer 2001), los *modelos de coevolución* (Thompson 1994; 2006) y *coevolución difusa* (Thompson 2005; Haloin & Strauss 2008), etc. Tampoco sorprende que la *Ingeniería del ecosistema* (Jones *et al.* 1994, 1997) conceptualice la problemática de un modo muy distinto a como lo hace la teoría de la construcción de nichos (Odling-Smee *et al.* 1996, 2003). Después de todo, estos modelos se diseñan con arreglo al “*punto de vista del gen*” y desconocen o pormenorizan causas evolutivas ambientales y canales de herencia no genéticos. Sorprende, no obstante, que estos componentes conceptuales se desperdicien también dentro del mismo marco de la TCN. Cuando se imponen *enfoques selectivos* (Scott-Phillips *et al.* 2014) en la TCN, muchos elementos de esta –útiles para incorporar causas ambientales en la evolución o

---

<sup>11</sup> “Evolutionary biologists can recognize such models as a form of trait coevolution, but with the unusual feature that traits expressed in ancestors affect selection on contemporary populations. The resulting dynamics reveal non-trivial results with respect to, for example, the time it takes for a population to adapt and the frequency of genotypes and phenotypes at evolutionary equilibrium.” Uller & Helanterä 2019: 356

procesos no genéticos de herencia– pierden su potencialidad y se desarrollan con las limitaciones del marco estándar. Sorprende, más aún, que desde la *interpretación del desarrollo* la construcción de nichos resulte limitada para explicar variaciones distintas de rasgos morfogenéticos que operan en los niveles de organización sinecológica y determinan causalmente en el *desarrollo extendido de los organismos*, es decir, el desarrollo de ciclos vitales que se extienden más allá de una línea ontogenética individual. Casos *p. ej.* en los que la ruta migratoria de una población de mariposas toma múltiples generaciones de organismos para completarse, o el desarrollo de hábitats de *super-organismos* como los son termiteros, colmenas y arrecifes.

Estas perspectivas contrarrestan, en efecto, el *externalismo* (Godfrey-Smith 1996) y la *unidireccionalidad causal de la evolución* (Chase & Lebold 2003; Griffiths & Gray 2004; Lland & Sterlmy 2006), a la vez que implican en el proceso a una pluralidad de canales de herencia. Sin embargo, no son capaces de atender a la producción de las *potencialidades evolutivas* que van transformando la estructura haciendo presentes en el despliegue de los ciclos vitales a los ritmos sinecológicos. Incluso en el estudio de los metaholobiontes se ha desatendido a los nichos temporales (Lee *et al.* 2019). La solución no parece consistir en ampliar la representación estándar de la evolución, sino proponer una representación alternativa.

Hasta ahora una *Síntesis Extendida en Evolución (SEE)* solo ha significado la extensión de una vieja estructura teórica (dos Reis *et al.* 2020) en la que no puede desarrollarse una sinecología acorde a su *agenda de preguntas evolutivas*. Más que extender la estructura de la representación evolucionista actual resulta adecuado fundamentar sinecológicamente un *Programa de Investigación Científico (PIC)*<sup>12</sup> alternativo, novedoso y coexistente. Un programa de investigación científica con su propia representación de la teoría evolutiva que aspira a colaborar con otros Programas de Investigación, como por ejemplo: la teoría sintética de la evolución (Michod 1981; Pievani 2012), la teoría celular (*cf.* Gonzalez Recio 1990), la biogeografía histórica (Craw & Weston 1984). Programas de investigación ecológica como la demoecología (Peters 1988), la ecología histórica (Balée 2006), la teoría de sistemas o las dinámicas del no equilibrio (Zimmerer 2000). O programas de investigación especializados como la nematología (Schomaker & Been 1998), la parasitología (Denegri 2008; Scioscia *et al.* 2016; Orensanz

---

<sup>12</sup> La expresión se origina en Lakatos (1968, 1978, 2007). Para una exposición, véase Suárez (2019 cap. 6).

& Denegri 2017), el estudio de los priones (Pidone 2005) o el fitoplacton marino (Nunes-Neto *et al.* 2009).

En modo alguno la RSTE es planteada aquí en oposición de la RETE o pretende con ella un *falso dilema* (Tomić 2013). *La mesa (de la ciencia) está puesta para todas* las disciplinas de la evolución, el desarrollo y la ecología<sup>13</sup>. En ella pueden participar una pluralidad de enfoques disciplinarios, sin que a cambio de obtener su lugar deban renunciar a sus propias suposiciones metodológicas, ontológicas o incluso metafísicas, es decir, renunciar al “*núcleo central*” de sus respectivos programas de investigación (Lakatos 1968, 1978, 2007). En los términos que aquí se plantea, la Representación Sinecológica de la Teoría Evolutiva (RETE) tiene como núcleo de su ***Programa de Investigación Sinecológico-Evolutivo*** un conjunto de marcos conceptuales (*vid.* 1.2.2) que apuntan a entender el dinamismo de la estructura ecoevolutiva en la que se despliegan las funciones simbióticas y las sincronizaciones fenológicas de comunidades de organismos holobiontes. Este núcleo afronta el cambio progresivo de las ***agendas de preguntas*** abiertas en programas de investigación actuales en evolución y ecología (*cf.* Uller & Helanterä 2019). Los marcos conceptuales vigentes, en respuesta a estas agendas emergentes, pueden y deben revisarse. No se quiere aquí ampliar la estructura de una representación evolutiva cuyo programa de investigación fundamental –el ***Programa de Investigación Estándar de la Biología Evolutiva***– atiende casi exclusivamente a niveles de explicación que conciernen a niveles de organización biológica distintos de las comunidades biológicas (*p. ej.* genes, poblaciones o clados). De hacerlo dilataríamos también el ejercicio de la heurística positiva que permite a aquel “dirigir la *flecha refutadora* de la prueba empírica lejos del núcleo central” (Suárez 2019:22). No se quiere aquí acceder al núcleo del *programa de investigación heredado* o intentar modificarlo por la vía de la refutación empírica; sino todo lo contrario, aspiro a que coexista con el programa alternativo propuesto y mediante este interpretar muchos casos biológicos que no tienen cabida en su *agenda estándar de preguntas*.

Los marcos conceptuales sinecológicos fundamentales para nuestro entendimiento de la dinámica evolutiva no pueden simplemente añadirse a la periferia de un programa que ha constituido y robustecido su poder explicativo, precisamente, al darles a estos una

---

<sup>13</sup> Paráfrasis del verso de Wald Whitman: “*This is the meal equally set ...*” cuya traducción sería: “*Esta es la mesa puesta para todos...*” Whitman W. (1885). Hojas de hierba. Traducción de Borges J. L. editorial Lumen. Barcelona (1991).

importancia nula o secundaria. Se propone una representación de la evolución biológica capaz de asumir el sentido sinecológico de marcos conceptuales como la ecología microbiana, la teoría holobionte, la construcción y herencia de nichos, y la fenología.

Así mismo, aunque muchos ejemplos biológicos son presentados como datos anómalos por los defensores de nuevos marcos conceptuales (*p. ej.* la construcción de nichos de desarrollo), estos no son considerados por los defensores de la RETE como anomalías verdaderas, sino en todo caso, como “sorprendentes descubrimientos de procesos que pueden explicarse mediante el marco actual de la teoría evolutiva”<sup>14</sup>. No pudiendo demostrarse empíricamente la existencia de anomalías inequívocas, y en consecuencia, no habiendo necesidad de un remplazo conceptual por falsificación, es natural que las perspectivas alternativas no se perciban como necesarias e incluso, sí, como redundantes (*cf.* Uller & Helanterä 2019). Por ello es preciso recurrir al pluralismo (Mitchell & Dietrich 2006) metodológico y poner “menos énfasis en las anomalías y más en el proceso subyacente a los cambios progresivos de problemas” pues “la falsificación por sí sola es una representación pobre de cómo funciona la ciencia”<sup>15</sup>. El cambio progresivo de la agenda de preguntas –que supone el desarrollo de un programa de investigación– amplía necesariamente la estructura de esta para dar cabida a nuevos marcos conceptuales. Sin embargo, solo se ampliará hasta el límite en el que estos nuevos marcos conceptuales se vean impedidos de desarrollarse por sí mismos al estar comprometidos con las asunciones del *núcleo duro* del programa vigente (*cf.* Lakatos 2007). Aquí también, más que una estructura desplegable parece ser un proceso orgánico y resulta útil figurárselo como la *gemación* por el cual una bacteria se escinde, o como el proceso por el cual una colmena de abejas se divide. La nueva bacteria o colmena no refutan a sus originarias, sino que de hecho, coexisten con ellas y las amplían. Una característica fundamental del *cambio científico* es la coexistencia de marcos conceptuales múltiples.

---

<sup>14</sup> “Over the past decades, the niche construction literature has grown to encompass many taxonomically diverse examples like the earthworms and, as a consequence, evolutionary biologists today are much more aware of the breadth and extent of niche construction in nature (...). Nevertheless, the examples do not appear to generally be considered true anomalies for evolutionary theory, but rather as surprising discoveries of phenomena already known to exist elsewhere (for example, in humans).” Uller & Helanterä 2019:367

<sup>15</sup> “In the absence of empirical demonstration of an unambiguous anomaly, especially scientists who expect that conceptual frameworks are replaced through falsification may not perceive the need for alternative perspectives. (...). One problem with these responses is that, as a theory of scientific change, falsification alone is a poor representation of how science works.” *Idem.*

Este es un aspecto constructivo por el que programas de investigación rivales pueden dialogar y conseguir éxitos reales en el desarrollo de una teoría científica (cf. Uller & Helanterä 2019). Todos los aspectos de los sistemas complejos solo pueden entenderse a través de múltiples metodologías (cf. Norgaard 1989).

Conocemos el procedimiento para explicar la actualidad de los organismos como un mecanismo ensamblado. En esa maquinaria se distinguen unas partes de otras, así como sus relaciones espaciales. Es posible distinguir, del mismo modo, una explicación causal “lineal” (Susser 1977; Thompson 2003; Archetti 2015) para tales *disposiciones* (Lat. *dis-* separación múltiple; *positus* puesto; *-cion* acción y efecto) o arreglos espaciales en función de los compromisos que cada parte ejerce con la totalidad del mecanismo según la función seleccionada para cada caso. Pero ¿cómo hemos de distinguir el cúmulo de temporalidades cíclicas en las que anida un holobionte? Un rasgo morfológico o un carácter genético son entes u objetos, pero ¿qué tipo de entes u objetos son un cúmulo de ritmos? ¿Dónde están aquí para el sinecólogo las líneas punteadas que guían con tan buen margen de certidumbre las manos del anatomista o del sistemático molecular?

Necesitamos una nueva representación para nuestras teorías evolutivas y ecológicas que tomen las explicaciones adaptativas como puntos de partida, pero no como una meta. Programas de investigación con los cuales sea posible describir los procesos que configuran evolutivamente, por ejemplo, el “*interactoma etológico*” o “*los paisajes acústicos*” de selvas tropicales o arrecifes coralinos. *Ejerciendo estos programas de investigación atenderemos a las causas recíprocas que configuran y que son configuradas por la interacción simbiótica de organismos pluricelulares, comunidades microbianas y sustratos fisicoquímicos del paisaje adaptativo y sinecológico.* Así mismo, seremos capaces de atender a la variedad de eventos de herencia ecológica que estructuran la evolución.

¿Cuáles son las razones por las cuales los sistemas sinecológicos se explican en el nivel de los sistemas genéticos y poblacionales?

Se pueden estudiar las causas históricas de este desarrollo intelectual de la biología. Instrumentos epistémicos fundamentales en evolución (*p. ej.* concepto de homología) han sido diseñados sobre asunciones ontológicas esencialistas y compromisos metodológicos mecanicistas. La biología evolutiva y la ecología comunitaria no se hallan integradas, sino que más bien, cada una de ellas aspira a caracterizar dos estructuras de naturaleza distinta:

*la estructura filogenética* que se despliega en un *tiempo geológico* y la *estructura funcional* que se despliega en un *tiempo ecológico*. Existe una brecha espacial y temporal difícil de cerrar (cf. Webb *et al.* 2002). Muchas cuestiones biológicas relevantes para la vida de los organismos en nuestro planeta se desarrollan en el transcurso de los días o las estaciones. Por ello el “*tiempo profundo*” –aquel en el que se define la escala del tiempo evolutivo– “es tan difícil de asimilar”, hasta el punto de que “se configura como un obstáculo para nuestro entendimiento” (Gould 1987:20-21). La incapacidad de la perspectiva evolutiva actual para atender a la estructura temporal al nivel de las comunidades biológicas no obedece a una omisión justificada que se ejecuta *a posteriori*; sino más bien, a una limitación que se adopta originariamente y de partida en la representación estándar. Así, la representación misma demuestra ser no aplicable para atender con rigor a otro tipo (no morfológico u homologable) de *regularidades biológicas interactivas* como los ritmos biológicos, los ciclos vitales o las fenologías.

El resultado es una ciencia espacializada de la forma y de la función (Prigogine 1994: 22; cf. Recio 2004:190), que desatiende a los procesos mismos de transformación. Si la teoría darwiniana de la evolución fue el epítome científico del transformismo al “liberar a la biología de los principios de orden geométrico” (Recio 2004:190); la teoría genética de las poblaciones ha actuado como el resorte que la ha devuelto al orden para beneficio de los geómetras (cf. Bergson 1907). Vinculado de esta manera a los presupuestos ontológicos, epistemológicos y metodológicos de la representación estándar, la visión de la construcción de nichos es apenas distinguible de una descripción simplificada, meramente alélica y “espacializada” de los nichos ecológicos en relación con dinámicas poblacionales ecoevolutivas (Pelletier *et al.* 2009). ¿Estamos verdaderamente obligados a referir el constructivismo de los nichos a la construcción de nichos adaptativos?

Sin importar el potencial teórico de la Construcción de Nichos, esta ha resultado en muchos casos relegada (Pelletier *et al.* 2009; Travis *et al.* 2014), trivializada (Gupta *et al.* 2017) e incluso enfáticamente rechazada (Dawkins 2004; Haig 2007; Dickins & Rahman 2012; Scott-Phillips *et al.* 2014; Wray *et al.* 2014). En última instancia, el análisis evolutivo de las estructuras biológicas (sean estas cromosomas, organismos, poblaciones o clados) prescinde de la descripción de su estructuras temporales y de sus relaciones dinámicas *multi-* nivel (Archetti 2015). Esta exclusión de la dimensión del *tiempo sinecológico* empobrece nuestra comprensión de los procesos evolutivos.

Por las mismas razones, campos teóricos insospechadamente valiosos para el conocimiento de la evolución como la fenología y la bioclimatología se mantienen en posiciones marginales en la representación estándar de la evolución. La fenología ha sido tradicionalmente considerada, aunque no actualmente, como una disciplina meramente descriptiva sin relevancia evolutiva. En tanto que los aspectos climáticos se mantienen causalmente disociados de la acción biológica.

Es evidente que en estas condiciones resulta imposible caracterizar evolutivamente el *paisaje temporal* en el que se estructuran las comunidades biológicas. Para poder explicar los procesos que modelan los ritmos de ejecución sinecológica, así como para verificar sus consecuencias evolutivas en este nivel de organización, es necesario disponer de fundamentos conceptuales apropiados para una visión efectivamente temporal y orgánica del ecosistema. *No sorprende que una hipótesis sobre la producción biológica de los nichos temporales, hasta ahora, no haya sido pronunciada*<sup>16</sup>.

Muchas dificultades conceptuales pueden desaparecer desde una *perspectiva ontológica procesal* (Dupré & Guttinger 2016; Dupré & Nicholson 2018). Muchas incógnitas evolutivas pueden enfrentarse e incluso resolverse si se consideran *los ciclos vitales como el fundamento evolutivo de los organismos* (Fusco 2019; DiFrisco 2019). Discrepancias conceptuales entre biología del desarrollo, genética de poblaciones y ecología de las comunidades pueden evitarse si consideramos *a la evolución como la alteración de esos ciclos vitales a través del tiempo* (Bonner 1965) y en el contexto de relaciones de coexistencia. Es posible que mejoremos nuestro entendimiento de la evolución si, así mismo, entendemos la herencia como una serie de procesos que posibilitan la interacción dinámica entre los ciclos biológicos y el desarrollo de los organismos (Bonner 1958) y la interacción entre los ciclos biológicos y los ciclos del medioambiente (Schwartz 2013).

Sobre esta valiosísima base conceptual se añaden aquí tres consideraciones que reclaman una innovación en nuestro modo de representar la teoría de la evolución. En *primer lugar* los fenómenos biológicos pueden comprenderse mejor sobre la base de una serie de preguntas (Tinbergen 1963) que se corresponden con distintos niveles de análisis (Sherman 1988; Reeve & Sherman 1993). Las hipótesis que se plantean en sus niveles

---

<sup>16</sup> No obstante, se han descrito varios trabajos sobre todo en los años recientes respecto de los nichos adaptativos temporales, varios de los cuales se citan a lo largo de la presente disertación.

respectivos no abordan un mismo problema, por lo tanto, no se excluyen competitivamente sino que coexisten (Sherman 1988). La investigación de los fenómenos biológicos requiere de una “estratigrafía erotética” (Mitchell & Dietrich 2006) en la que seamos capaces de distinguir niveles de organización biológica y en cada uno de ellos distintas agendas de preguntas con las cuales podemos tener una imagen de cómo *crecen* y se escinden (*por gemación*) las representaciones de una teoría científica que son capaces de coexistir. En *segundo lugar* conviene reconocer que procesos de convergencia y coexistencia fundamentan la heterogeneidad de las comunidades biológicas mediante la producción de nichos funcionales y temporales<sup>17</sup>. Finalmente, en *tercer lugar* se hace necesario admitir que en la construcción biológica del entorno las comunidades difuminan la distinción espacial y temporal entre el medioambiente, clima, meteorología y organismos.

Como resultado de esta secuencia de consideraciones se sigue que: *En el seno de su comunidad biológica los organismos no solo modifican su medioambiente físico selectivo y la estructura simbiótica sinecológica; sino que además, los organismos contribuyen a diseñar su “medio ambiente temporal”.*

Este modo de persistencia por el cual los organismos coexisten en su comunidad biológica es causa, a la vez que consecuencia, de su evolución. El conjunto de todas las presiones selectivas son una de las consecuencias evolutivas de que los organismos habiten, actúen, construyan nichos y evolucionen recíprocamente en sus comunidades biológicas y no son solamente causas de tales comportamientos.

En este sentido, la carencia de una teoría de la construcción de nichos temporales es una importante limitación de nuestra representación evolutiva y no meramente un lujo o un divertimento teórico o filosófico. Conocemos bien un paisaje adaptativo, pero ignoramos los paisajes temporales sobre los que discurren las adaptaciones biológicas. Este es el asunto central de la presente disertación: *Se postula la necesidad de una representación sinecológica de la teoría evolutiva que permita entender los nichos temporales tomando como base la hipótesis de su producción biológica.* Ante todo, la investigación que aquí se desarrolla reclama una representación efectivamente temporal de la biología, a la vez que una representación efectivamente ecológica de la evolución.

---

<sup>17</sup> Aumentando el almacenamiento de la covariancia fenotipo-adaptación tal como indica la teoría de la construcción de nichos.

Es necesario asumir las consecuencias teóricas para la ciencia de un universo biológico efectivamente temporalizado. El “horizonte” de la temporalización del universo vislumbrado por la ciencia física desde los inicios del siglo XIX (Recio 2004), debe consolidarse en las ciencias biológicas como un “campo de síntesis conceptual” entre ecología, desarrollo y evolución. Se considera aquí que este campo solo es posible atendiendo a procesos simbióticos, fenológicos y sinecológicos pues en las agendas de preguntas de estas disciplinas la *co-*operatividad, la coordinación y la sincronización de los procesos cíclicos en el ecosistema son causas fundamentales para la evolución. De este modo, los problemas evolutivos se han de plantear ecológicamente mediante la descripción de relaciones causales y cíclicas “recíprocamente continuas” (*cf.* Archetti 2015:106,111). Los cambios evolutivamente relevantes desde la perspectiva sinecológica no están definidos por cosas que varían ni relaciones espaciales entre partes intercambiables, sino por cambios de ritmos de ejecución funcional en la dinámica de las comunidades biológicas cuyas consecuencias evolutivas son transversales a todos los niveles de la organización sinecológica.

### 1.1.3. Sinecología y Representación Estándar de la Teoría Evolutiva

La sinecología o estudio ecológico de las comunidades biológicas no ha sido integrada en la representación estándar de la teoría evolutiva (RETE), debido a que esta última se fundamenta en tres elementos teóricos que excluyen a las relaciones temporales y recíprocamente funcionales del panorama ecoevolutivo: 1) “*pensamiento poblacional*” (cf. Mayr 1959); 2) *pensamiento homológico* (cf. Ereshefsky 2012); y 3) *ecología newtoniana*<sup>18</sup> (cf. Boucher 1985; 1998). Así mismo, las comunidades biológicas han sido abordadas con un instrumental epistémico adecuado para el estudio evolutivo de: a) “*individuos darwinianos*” (cf. Godfrey-Smith 2011)<sup>19</sup>, b) “*poblaciones mendelianas*” (cf. Wright 1931), y c) *especies mayrianas* (cf. Mayr 1942; Dobzhansky 1970).

Por otra parte, la RETE ha impuesto sobre la ecología de las comunidades dos modelos generales de segregación espacial operativas a distintas escalas: i) *el modelo de especialización ecológica y “exclusión competitiva”* para escalas de tiempo ecológicas y microevolutivas (Morowitz 2004) y ii) *el modelo de especiación alopátrica*<sup>20</sup> (Mayr 1957) para escalas de tiempo geológicas y *macro-* evolutivas. En definitiva, los elementos paradigmáticos de las agendas evolutiva y ecológica se han fusionado en una agenda estandarizada de cuestiones poblacionales que indagan casi exclusivamente en: 1) *la diversificación* de las formas biológicas a partir de un último antecesor común; 2) *el despliegue divergente de los linajes* en un escenario *espacio-* temporal *cuasi-* independiente de la actividad biológica; y 3) *La selección natural de la variación genética como explicación única y última para la adaptación*. En las agendas de la representación estándar se anteponen la diferenciación de los linajes y la exclusión de las poblaciones por razones metodológicas. Se busca trazar las rutas divergentes de los caminos evolutivos citando la selección natural de la variación genética como explicación última. Sin embargo, esta priorización tiene consecuencias explícitas sobre la interpretación del desarrollo de los organismos en el seno de sus comunidades biológicas.

---

<sup>18</sup> Uno de los aspectos más relevantes de lo que aquí se entiende por “ecología newtoniana” es el problema de la linealidad causal de la perspectiva adaptacionista sumado al hecho de que el espacio y el tiempo del ecosistema podrían considerarse, en tanto que dimensiones fundamentales del ecosistema, como independientes de la actividad biológica.

<sup>19</sup> Godfrey-Smith se refiere a poblaciones darwinianas (cf. Godfrey-Smith 2009).

<sup>20</sup> Según el cual las poblaciones que divergen en el espacio acumulan a lo largo del tiempo una serie de mecanismos que les previene de hibridar.

La *cooperación* (interdependencia funcional), la *coordinación* (interdependencia espacial), y la *sincronización* (interdependencia temporal) son principios causales en evolución, cuanto menos, tan efectivos como lo son la *diferenciación* (variación y herencia genética) y la *exclusión* (selección natural). Los organismos no solo evolucionan pasivamente ante las imposiciones del entorno. Este es un aspecto real de la evolución, pero no el más frecuente y quizá solo ocurra de modo paradigmático en los casos de selección artificial. Existen otros aspectos reales desplegados a escala sinecológica que demuestran que los organismos ponen en marcha su propia evolución y la evolución de múltiples socios simbióticos. Las lombrices de tierra, por ejemplo, contribuyen a la producción de humus, modifican los ciclos de nutrientes en el suelo y el ciclo de los gases atmosféricos. Las lombrices son, así mismo, recíprocamente afectadas por el impacto de las acciones de los demás miembros de su comunidad biológica con los cuales coexisten (plantas, hongos, bacterias, termitas, coleópteros, etc.).

La competencia por los recursos explica como los organismos se adaptan a las presiones del espacio ecológico. Si los organismos compiten y se excluyen entre sí es porque no pueden cambiar el medio y se aferran *con diente y garra*<sup>21</sup> a permanecer en él tratando de asegurarlo para sus descendientes. La criba de la selección natural ha de hacer el resto. Sin embargo, los organismos no son solamente seleccionados en su nichos adaptativos como objetos inertes que se seleccionan en un escenario. En este sentido y parafraseando los versos de Wallace Stevens, los vivientes no son como *hojas que giran al viento de una habitación*<sup>22</sup>, sino que los organismos forjan su propio remolino. La coexistencia, por el contrario, obliga a los organismos a afrontar las condiciones limitantes ya sea modificándolas, abandonándolas o *re-* contextualizándolas. Los animales pueden migrar o construir artefactos, nidos y madrigueras. Los vegetales pueden modificar su morfología y fenología para afrontar así las modificaciones ambientales. Las lombrices construyen “piscinas” en la tierra que les permiten subsistir con el estilo de vida de sus antepasados acuícolas. Las coníferas boreales, por ejemplo, pueden “arrojar” la nieve mediante la forma cónica de la fronda y la disposición de sus ramas, pero alteran su bioquímica en relación con los estados de los demás individuos del bosque y mediante alianzas simbióticas con hongos mutualistas que habitan en sus raíces (Gilbert 2002; Smith

---

<sup>21</sup> Se hace aquí referencia a los versos de Lord Alfred Tennyson: *Tho' Nature, red in tooth and claw (...)* citados en el famoso libro de Richard Dawkins *El gen egoísta*.

<sup>22</sup> Paráfrasis de los versos: “*Turned in the room (the fallen leaves), / Like the leaves themselves / Turning in the wind.*” Stevens 2018: 60

& Read 2010). Estas comunidades microbianas que coexisten bajo tierra con las raíces del árbol tienen un papel esencial en la dinámica de la vegetación aérea (Bardgett & Wardle 2010). Los troncos caídos y en descomposición son *micro-* hábitats importantes para la regeneración de las plántulas. Dependiendo de las comunidades bacterianas que allí habiten –las plántulas– heredarán por vía ecológica microorganismos que les permitirán evitar patógenos del suelo (Bardgett & Wardle 2010) y establecer acuerdos simbióticos con comunidades bacterianas estables (Fukasawa *et al.* 2017). Las comunidades de bacterias y hongos permiten a los abetos resistir la congelación, así como mejorar la absorción de nutrientes y agua. En definitiva, los microorganismos del suelo aumentan el rendimiento de las plantas, por ello los árboles son capaces de comunicar con otros árboles “información” sobre las alianzas simbióticas que mantienen, a la vez que reportan, el estado de sus entornos inmediatos a individuos distantes. Los abetos, por su parte, descienden de ancestros evolutivos que dependían del agua para la fertilización, pero que careciendo de canales de agua estables, producen polen y semillas que pueden “nadar” y desplazarse grandes distancias por medio del viento y los animales. Una representación sinecológica de la evolución indagará en estos eventos y podrá definir la participación relativa de cada miembro del consorcio biológico en este tipo de adaptación y definirá el modo por el cual la comunidad orquesta el destino evolutivo de cada ser vivo coexistente al modular su metabolismo, morfología o fenología. Retomando los versos de Stevens: *los pesados abetos llegan dando grandes pasos y recuerdan a las aves*<sup>23</sup>.

Para competir por los recursos en determinado escenario natural los organismos han de persistir, necesariamente, ya organizados en estructuras dinámicas capaces de estabilizarse en medio de un conjunto de imposiciones materiales y temporales. Para divergir los organismos han de estar involucrados en una relación dinámica ya constituida, o cuanto menos, han de compartir la existencia en el ámbito común de un sistema que los incluye precisamente porque los posibilita. *Para excluirse deben antes coexistir*. El funcionamiento de los organismos es relevante para su evolución. Los organismos no solamente encajan en los mecanismos evolutivos, sino que los conforman, los dinamizan, modifican y ejecutan. “La selección natural no puede ocurrir a menos que otros procesos

---

<sup>23</sup> “Yes: but the color of the heavy hemlocks / Came striding. / And I remember th cry of the peacocks.” (cf. Stevens 2018:60)

le proporcionen alternativas entre las que seleccionar”<sup>24</sup>. Aún cuando los mecanismos de aislamiento reproductivo tengan un fuerte peso en la dinámica poblacional de los genes y en la formación de nuevas especies, al final, son las comunidades biológicas las que participan en la instauración de tales mecanismos de aislamiento reproductivo (Brucker & Bordenstein 2013; Gilbert 2019). “Al igual que las especies, los ecosistemas son capaces de persistir, dividirse y fusionarse, los vínculos y las condiciones de cambio a lo largo del tiempo son cruciales”<sup>25</sup>. Aun cuando la selección parece favorecer la conservación de los límites *inter-* específicos, se subestima el papel de la hibridación en los procesos de especiación (Pennisi 2016). Así mismo, aun cuando los mecanismos de herencia genética sean el fundamento para la variación y selección de los fenotipos adaptativos, son las comunidades biológicas las que en relaciones de cooperación, coordinación y sincronización, modulan y modifican el medioambiente produciendo *entornos heredables* (Leimar & Mcnamara 2015; English *et al.* 2015) como nichos para el desarrollo (Laland *et al.* 1996) y elementos culturales de herencia ambiental (Dawkins 1982; Dickins & Rahman 2012; Jablonka & Szathmáry 1995; Maynard-Smith & Szathmáry 1995; Scott-Phillips *et al.* 2011).

Más aun, se han descrito las variaciones climáticas como una profunda fuerza selectiva capaz de modificar la estructura de las comunidades biológicas. No obstante, apenas se empieza a descubrir el modo evolutivamente complementario por el cual los organismos son capaces de modificar el clima (Falkowski 2011). Representamos la evolución como el resultado del movimiento de *divergencia filogenética* y *exclusión ecológica*. Pero ¿no podríamos forjar acaso una representación de esta (la evolución) como el movimiento “*convergente*” de la dinámica biológica, funcionalmente integrada y sincronizada, que produce organización sinecológica?

Aquí se propone que esto no es solamente posible, sino además, necesario. Debemos elegir la agenda adecuada para resolver preguntas abiertas en evolución.

---

<sup>24</sup> “Where does adaptive change come from? A trivial but sometimes obfuscated point is that it never comes from natural selection. Selection cannot occur unless some other process provides alternatives to select from. It follows that any thesis about the power of natural selection to generate change implicitly presupposes a thesis about a process or processes that generate selectable change.” Dupré 2017:6

<sup>25</sup> “Like species, ecosystems are capable of persistence, division, and merger, and links and conditions on change over time are crucial.” Collier & Cumming 2011:201

Dentro de esta representación la selección natural podría ser sinecológicamente significativa si en todos los casos, lo que está siendo seleccionado, más que genes o rasgos morfológicos son agregados multidimensionales de procesos que estructuran las comunidades biológicas y tienen dos componentes principales:

1.- Un anidamiento de funciones biológicas que se manifiestan en el conjunto recíproco de las relaciones de *simbióticas* (Gr. σύν *juntos*; βίωσις *vivir*).

2.- Un anidamiento de ejecuciones sincronizadas que se manifiestan en el despliegue rítmico de relaciones *fenológicas* (Gr. φαίειν *mostrar, aparecer*).

Las comunidades biológicas se estructuran como agregados funcionales de interacción ecológica sincronizada. Por lo tanto, las presiones de selección ya no son externas o abióticas, sino infraestructurales o vivientes y se corresponden con las persistencias y actividades de los organismos en su entorno compartido. Estas actividades son necesariamente constructivas. Los nichos en construcción no son adaptativos, sino sinecológicos. Los nichos no requieren de la exclusión competitiva para que los organismos de una población los ejerzan de modo ajustado, sino que se construyen comunitariamente y para ejercerse requieren de un mayor rendimiento en la cooperación. *Construir nichos de modo sinecológico presupone necesariamente actividades que coordinen y sincronicen la coexistencia.*

#### 1.1.4. Sinecología y Representación Estándar de la Teoría Ecológica

Originalmente el término *sinecología* fue acuñado para definir comunidades vegetales. “La ciencia de las plantas que conviven, y al mismo tiempo, la ciencia de las plantas que buscan condiciones ecológicas análogas” (Schröter & Kirchner 1902:63). Henry Chandler Cowles definió la ecología como “esencialmente un estudio de los orígenes y historias de vida”. H. C. Cowles dividió la ecología en dos fases (sin dar un nombre específico a estas subdisciplinas): “una fase tiene que ver con el origen y desarrollo de las estructuras vegetales, la otra con el origen y desarrollo de sociedades o formaciones vegetales” (Cowles 1901:73). Hasta su consolidación conceptual, el foco de la ecología alternaba entre consideraciones botánicas, *por una parte*, y consideraciones zoológicas, *por otra*.

*Ecología de poblaciones* y *autoecología* asumieron el rigor de la “ciencias duras” y entraron antes que otras disciplinas ecológicas en la etapa de construcción de la teoría matemática (Kingsland 1995); lo que la condujo, al menos durante las décadas de su máximo despliegue (1920 y 1930) a centrar sus inquietudes sin distinguir los límites entre hábitat y taxonomía. Sus objetivos eran prácticamente los de una problemática zoológica (Park 1946) que la mantuvo durante la primera mitad del siglo XX centrada en poblaciones animales sin que se consolidase el estudio sinecológico de los hábitats. Las plantas durante esta época eran apenas un escenario donde se producía el desarrollo adaptativo y ecológico de las poblaciones animales. No existía una ecología microbiana y los conceptos de relaciones ecológicas entre especies se fundamentaban en el *principio de exclusión competitiva*. Por estas razones los *mutualismos simbióticos* eran desestimados de la *Representación Estándar de la Teoría Ecológica (RETEc)*.

Varios investigadores defendieron a la sinecología como la disciplina de mayor relevancia en comparación con otras distinciones de la ecología como la *corología*<sup>26</sup>, la *fisiología* o la *morfología* (Gams 1918; Schwenke 1953). No obstante, los elementos propios de la ecología de comunidades quedaron teóricamente reducidos a *estequiometría*

---

<sup>26</sup> Estudio comparativo de la distribución geográfica común a varios organismos en una unidad de análisis llamado *corotipo*.

*ecológica*<sup>27</sup>, *eco- morfología*<sup>28</sup> o *demo- ecología*. A consecuencia de esto las agendas de preguntas y los conceptos fundamentales en ecología, como el **concepto de nicho**, no pudieron independizarse de las consideraciones topológicas y adaptacionistas en la que incurrió marcadamente la “edad dorada de la ecología teórica” (1920-1940; Scudo & Ziegler 2013).

Dos precisiones conceptuales fueron fundamentales durante estas décadas: la definición del parámetro **capacidad de carga** de los hábitats (el tamaño máximo de una población que un hábitat puede soportar indefinidamente considerando la disponibilidad de recursos) y las **ecuaciones logísticas** que describían la relación de competencia dentro de una especie (Lotka 1920; Volterra 1927); así como la aplicación de estas a un modelo *inter-* específico de competencia y coexistencia (Gause 1934).

Las dos décadas siguientes (1950-1960) estarían marcadas por el desarrollo de la idea de competencia como proceso fundamental que: *i)* estructura las comunidades biológicas, *ii)* define el tamaño de las poblaciones, *iii)* condiciona el número de las especies y *iv)* ordena los cambios en la sucesión ecológica. De los tres tipos fundamentales de relaciones ecológicas: *a) competencia*, *b) depredación*, y *c) mutualismo*; sólo la competencia entre especies animales se había desarrollado con “preminencia intelectual” (Boucher 1998). Mientras tanto, el mutualismo fue un concepto controvertido que era aceptado con reticencias, múltiples e imprecisas acepciones o simplemente no era reconocido más que como un aspecto desestabilizador de la estructura ecológica (Davison 2020). Cuando se aplicaba el mutualismo al modelo fundamental de especies en interacción (Lotka & Volterra 1920; Gause 1934) se producía inestabilidad (Boucher 2016) y los resultados eran desproporcionados respecto a las expectativas del modelo. Las especies en interacción o bien terminaban por desaparecer, o bien crecían desaforadamente en un “*orgía de mutuo beneficio*” (May 1975). El mutualismo no debía ser natural y era más adecuado –según el contexto– figurarse la historia natural de los organismos como “*una guerra de 4000 millones de años*” (Marjerus *et al.* 1996). Los ejemplos realmente buenos de mutualismo eran escasos (Williams 1966), después de todo la competitividad entre organismos y especies no dejaba de considerarse un axioma en el darwinismo evolutivo:

---

<sup>27</sup> Estudio cuantitativo de los flujos de energía, nutrientes y elementos como proporciones de estos entre el entorno, la interfaz entorno-organismos y los organismos.

<sup>28</sup> Estudio de la relación entre el rol ecológico de los individuos y sus adaptaciones morfológicas.

"si se pudiera probar que cualquier parte de la estructura de una especie se ha formado para el bien exclusivo de otra especie, aniquilaría mi teoría, porque tal no podría haber sido producida por selección natural". (Darwin 1859)<sup>29</sup>.

La exclusión competitiva se ilustra por la representación de un nicho ecológico en el que "los competidores absolutos no pueden coexistir". En coexistencia los organismos compiten parcialmente (Hardin 1968) debido a que no es posible la superposición total de estos en un mismo espacio. Todos los factores relevantes para la existencia de una población son medidos y representados en sendos ejes ortogonales con valores mínimos y máximos que en su conjunto expresan geométricamente las condiciones de coexistencia (MacArthur 1958). Existen patrones de superposición parcial de nichos, así como patrones *eco-* morfológicos de competencia.

Los modelos mecanicistas más simples de fraccionamiento de nichos que explican las distribuciones relativas de las especies (MacArthur 1957; MacArthur & MacArthur 1961) requieren dos condiciones añadidas al principio de exclusión competitiva: *i*) que los nichos originales se rompan al azar y *ii*) que los nichos sucesivos se elijan con una probabilidad proporcional a su tamaño. El ecólogo Robert H. MacArthur (1930-1972) estudió la distribución de las 5 especies de *curruacas* en los bosques de abetos de Norteamérica. Midió el tiempo que los individuos de cada una de las especies pasaban en cada una de las diferentes partes del árbol y demostró que cada especie se alimentaba de partes diferentes del abeto. Los competidores completos no compiten del todo y se superponen parcialmente. Se trataba de un estudio que ilustró la idea geométrica de nicho de George E. Hutchinson (1903-1991). G. E. Hutchinson estudió varios grupos animales y encontró un patrón sugerente para la superposición de los nichos de especies coexistentes: cada especie era aproximadamente 20% más larga que la siguiente más pequeña. Así se propuso un modelo mecanicista entre los tamaños corporales de animales y el tamaño de sus alimentos. Este hecho reflejaba un límite natural para la superposición de nichos y la estructuración de las comunidades (Hutchinson 1959).

El límite natural a la superposición de nichos estructuraría las comunidades como conjuntos de especies cada uno 1.2 veces el tamaño de su siguiente coexistente más pequeño (Boucher 1985). Estas ideas ayudaron a explicar también patrones de variación

---

<sup>29</sup> Inquietud que Darwin mantuvo tras la publicación de *El origen* y que lo llevó a publicar en 1862 su libro sobre la polinización de las orquídeas con participación coevolutiva de los insectos.

dentro de las especies. Una población que conquistara un hábitat ya ocupado por otra población similar –de la misma especie– mostraría cambios en su forma promedio y desataría cambios similares, pero en dirección contraria sobre la población invadida. El tamaño medio de una población local parecía disminuir, mientras aumentaba el tamaño medio de la población invasora (Brown & Wilson 1956). Puestas en comparación las poblaciones competidoras parecían ser más diferentes donde coexisten y menos donde se hallan solas. El nicho era, en efecto, el resultado de las interacciones de las poblaciones con sus competidores y no una propiedad intrínseca de las especies. Los nichos en tanto que papel biológico están definidos por una tensión de fuerzas entre organismos competidores. El medio ambiente impone restricciones y presiones de selección a los organismos que desarrollan su nicho mediante competencia.

Aunque desde esta perspectiva el *nicho fundamental*<sup>30</sup> y el *nicho realizado*<sup>31</sup> para una determinada especie no coincidan; sí coinciden para la especie en cuestión el *nicho adaptativo*<sup>32</sup> y el *nicho realizado*. Es decir, que el intervalo de condiciones ambientales que ocupan los organismos en el ejercicio de su rol ecológico coincide con el conjunto de presiones de selección que definen su nicho adaptativo: los recursos naturales y la interacción competitiva con los organismos coexistentes. En este marco teórico el número de nichos de un ecosistema dado, la diversidad de especies, así como sus abundancias relativas podría predecirse haciendo la pregunta correcta, obteniendo las medidas necesarias y ordenando la información en matrices comunitarias de competencia de recursos (MacArthur 1972).

Así mismo, el optimismo era alentado por modelos teóricos que podían ponerse a prueba en diversas escalas. Con islas despobladas como ámbitos de experimentación natural se pudo modelizar el proceso de invasión de nuevas especies y el modo como las especies competidoras coexisten en esos nuevos hábitats (MacArthur & Wilson 1967; Simberloff & Wilson 1969). Del mismo modo, se pudieron distinguir estrategias de sobrevivencia que los animales emprendían en un mundo competitivo.

---

<sup>30</sup> Intervalo multidimensional del espacio ecológico en el que una especie potencialmente persistiría sin competidores.

<sup>31</sup> El nicho fundamental de la especie en cuestión, menos el intervalo de las presiones de selección que a esta imponen el nicho fundamental de sus competidores coexistentes.

<sup>32</sup> Parte del relieve del paisaje adaptativo en el que el éxito reproductivo asociado a los fenotipos depende de las adaptaciones al nicho realizado.

Los organismos podían hacer frente a la competencia –*competidores k*– o simplemente darse a la fuga –*competidores r*– (MacArthur 1972). La idea de competencia se expandió en la ecología de plantas. Mediante su crecimiento el tamaño de las plantas aumentaba también su competencia y esto las obligaba a reducir su densidad (Yoda *et al.* 1963; Harper 1977). La descripción matemática de la competencia de plantas funcionaba tan bien como la de animales. Las poblaciones de organismos se ordenan en el espacio de acuerdo con un principio ecológico determinista (Paine 1984): *la competición por los recursos*. En definitiva, la ecología finalmente pudo ser considerada una ciencia con todos los elementos de un “paradigma científico” (Kuhn 1962).

Douglas H. Boucher sugirió una analogía entre la ecología de las décadas de 1950-1960 y la imagen del universo físico desarrollada por Isaac Newton en el siglo XVII (Boucher 1985, 1998) en el sentido de que ambas se basaron en la visión de un mundo mecanicista (Merchant 1980). Los objetivos de la ecología parecían ser los mismos que los de la física. Desde Newton, estos podían resumirse en “tratar de capturar todo el mundo, el mundo externo, todo lo que pertenece a la ciencia, en un principio: una forma de comprender la realidad” (Rosen 1986). Fundada sobre el principio de exclusión competitiva la ecología era un “imagen elegante de como funcionaba la naturaleza” (Boucher 1998).

Pero el marco teórico de esta imagen mecanicista del mundo ecológico empezó a mostrar problemas. Los coeficientes de competencia resultaron no ser constantes. A medida que los experimentos se afinaban se empezaron a constatar violaciones al principio de exclusión competitiva (Ayala 1969). Las simplificaciones y generalidades matemáticas comenzaron a “romperse” (Boucher 1998). Las ecuaciones de competencia no indicaban el tipo de recurso por el cual los organismos compiten. Había recursos limitantes, por los cuales los organismos competían, pero era difícil precisar cuáles eran estos debido a las insospechadas relaciones ecológicas que establecen los “elementos” del hábitat entendidos como simples “recursos”. Así mismo, resultaba que la densidad no era relevante para hacer crecer o disminuir las poblaciones. Si lo eran en cambio, aspectos estocásticos ambientales como las sequías, las inundaciones o las heladas (Boucher 1985).

De igual forma la proporción constante 1:1.2 (Hutchinson 1959) en los tamaños corporales de animales acorde con la estructuración de sus nichos superpuestos (cada especie con un tamaño 20% mayor que el organismo coexistente con nicho superpuesto)

se aplicaba –además de a comunidades animales que habitaban en bosques y lagos– a grandes almacenes de bicicletas en los que estas parecían distribuirse siguiendo los modelos mecanicistas pese a que, evidentemente, estas no compiten ni evolucionan en el rango de su tamaño para reducir la competencia (Boucher 1998). El modelo de MacArthur para definir la distribución del hábitat se aplicaba tanto a *curruacas*<sup>33</sup> que habitaban en *abetos* como a la cifra de la producción en la industria de cemento (Boucher 1998). Los modelos parecían ser excesivamente generales y desconocían de los factores fenológicos que actualmente se correlacionan con cambios en la abundancia de las especies (Ozgul *et al.* 2010; Keller & Shea 2021).

Así mismo, el modo en cómo los animales habitan las islas en el mar ofrecía una analogía imprecisa de cómo los organismos interactúan en áreas terrestres. Cada uno de los ecosistemas en biomas terrestres planteaba sus propias especificaciones sobre la interacción animal. Se demostró la existencia de casos en los que las estrategias de competencia no eran de un tipo o de otra (**competidores “*r*” o “*k*”**). Existen un continuo de casos intermedios. Los animales no huyen o hacen frente a la competencia como una estrategia de vida que excluye a la otra. Hay especies que son pioneras, es decir, son eficientes poblando hábitats en los que no existen competidores, a la vez que pueden ser mejores competidoras cuando los invasores llegan a su hábitat (Boucher 1998).

La competencia por los recursos parecía haberse impuesto en el modo de pensar la ecología casi de manera automática como resultado del paradigma imperante. Sin importar los patrones de superposición de nichos, estos eran explicados en todos los casos por competencia. Se propusieron modelos que veían a la competencia, y no solo al mutualismo, como factores desestabilizadores (May 1973). A consecuencia de ello se puso en duda uno de los cánones de la ecología de la época: la competencia pasaba de ser una fuerza que mantiene a ser una fuerza que desnutre el equilibrio del ecosistema. La analogía de la ecología fundada sobre el principio matemático de exclusión competitiva con la física newtoniana ofrecida por Boucher (1985, 1998), en definitiva, consistió en describir a la primera (la ecología) con el optimismo mecanicista respecto del funcionamiento del ecosistema bajo principios matemáticos análogos a los que rigen en la física clásica.

---

<sup>33</sup> Aves paseriformes del género *Setophaga*.

Si bien existen en la actualidad múltiples modelos ecológicos –tanto mecanicistas como no mecanicistas– se toma como ejemplo el programa de la teoría ecológica de las décadas de 1950-1960 para referir a los desafíos que a estas asunciones les fueron impuestas y definir las que aún se mantienen en nuestra actual ecología de poblaciones.

Hasta finales de la década de 1970 la ecología mantuvo al principio de exclusión competitiva en el núcleo de su desarrollo no tanto de una manera explícita, sino más bien, implícitamente debido a las asunciones fundamentales de la ecología respecto de la individualidad biológica y la espacialidad del ecosistema. Esta persistencia conceptual de la exclusión en el espacio y la competencia por los recursos no estuvo propiciada simplemente por el debate sobre las relaciones ecológicas (competencia, depredación o mutualismo) en tanto que presiones de selección que estructuran y estabilizan a las comunidades. La persistencia de este concepto dependió en gran medida de una asunción sustancialista para el concepto de individualidad biológica según el cual existirían límites entre una entidad orgánica, su entorno y el resto de las entidades coexistentes. Lo universal del principio de exclusión competitiva tenía una doble fuente conceptual: La *exclusión*, por una parte, y la *competición*, por otra. La primera en analogía al principio físico de impenetrabilidad de la materia. La segunda en rigor al principio evolutivo de la selección natural de adaptación por competencia de recursos.

No fue sino hasta la incursión de los conceptos de *simbiogénesis* y *construcción de nichos* –en sinergia con la *ecología microbiana* y la *fenología*– que se vislumbró una alternativa teóricamente sólida al principio de exclusión competitiva. Estos marcos conceptuales dependían fundamentalmente de la cooperación simbiótica como principio evolutivo y fuente de novedad biológica. La alternativa dependía de una perspectiva no exclusivamente adaptacionista según la cual el medio ambiente y los organismos se encuentran recíprocamente vinculados en un contexto ecológico dominado por comunidades bacterianas. *Por una parte*, los organismos y los entornos se definían mutuamente en el desarrollo de una dinámica evolutiva dependiente de la actividad biológica. *Por otra parte*, los organismos pluricelulares y sus células habían evolucionado como microbiotas simbióticas en plantas y animales que constituyen unidades anatómicas, fisiológicas, inmunológicas o evolutivas llamadas holobiontes (Gilbert *et al.* 2012; Bordenstein & Theis 2015; Simon *et al.* 2019).

Los organismos inciden causalmente en el medio selectivo no solo mediante sus actividades, sino ante todo, porque los compromisos simbióticos entre organismos coexistentes son constitutivos de los ecosistemas que son el ámbito del desarrollo para la dinámica evolutiva. Ya no resultaba suficiente geometrizar las dimensiones de los nichos para definir en qué proporción se solapaban unos y otros. Era necesario asumir tal *solapamiento* como constitutivo de la estructura ecoevolutiva. *Los nichos están necesariamente imbricados, evolucionan conjuntamente porque son en muchos casos un hábitat dentro o fuera de un organismo vivo* dando lugar a una representación topológica mucho más compleja. *No se trata de exclusión, sino de coexistencia. No de una coexistencia competitiva, sino de simbiosis.* Desde la perspectiva que aquí defiendo, considero a este como el aspecto filosófico más relevante en evolución y ecología desde el mismo nacimiento de ambas ciencias a mediados del siglo XIX. Como resultado de estos marcos conceptuales la biología evolutiva y la ecología disponen de elementos y marcos teóricos necesarios para emprender una ***Representación Sinecológica de los Nichos.***

## 1.2 Representación sinecológica: Estructura erotética, visión fenológica

En esta sección presentaré la estructura del Programa de Investigación Sinecológico-Evolutivo. Este programa está conformado por niveles de la comunidad biológica, marcos conceptuales, agendas de preguntas e imperativos que definen un conjunto de representaciones útiles y necesarias para entender la evolución como actividad biológica que promueve y facilita la coexistencia de los organismos en la unidad de sus comunidades. Principalmente, este programa atiende a la producción sinecológica de funciones y los ritmos. En *primer lugar* (vid. 1.2.1) señalaré un listado de preguntas abiertas (agenda de interrogantes) en biología evolutiva y ecología que pueden afrontarse, e incluso intentar resolverse, si nos alejamos de la perspectiva de las poblaciones y adoptamos la perspectiva de las comunidades simbióticas de holobiontes. Definiré a partir de las comunidades biológicas el *ámbito erotético* (el interrogatorio) adecuado que nos permitirá formular hipótesis subsecuentes. En *segundo lugar* (vid. 1.2.2) haré explícitos, utilizando el nombre de *imperativos sinecológicos*, una serie de principios o aspectos ubicuos de la realidad biológica que han permanecido en la periferia de la representación evolutiva y que hoy es necesario colocar en el núcleo mismo de nuestro programa de investigación. En *tercer lugar* (vid. 1.2.3) definiré la escala temporal en la que se inscribe la investigación sinecológica sobre construcción de nichos temporales: *la escala fenológica*. Señalaré que la escala fenológica no es semejante a ninguno de los dos extremos de la distinción estándar entre tiempo geológico y tiempo ecológico. Se trata de una escala intermedia en la que coexisten varios mecanismos de herencia que posibilitan la producción de variabilidad fenotípica de un conjunto heterogéneo de rasgos biológicos. En *cuarto lugar* (vid. 1.2.4) definiré un tipo particular de rasgos difíciles de inscribir como homologías típicas y que se corresponde con atributos funcionales recíprocos conformados entre momentos de ciclos biológico coexistentes: *los ritmos biológicos*. Así, se define a la fenología como la ciencia encargada de dar cuenta de los cambios en las pautas temporales del ecosistema. Se denominará a la producción biológica de estas pautas o estructuras, *nichos fenológicos*.

### 1.2.1 RSTE: Agenda de preguntas y ámbitos erotéticos

Solo a partir de las formulaciones teóricas modernas sobre 1) *simbiogénesis* (Margulis 1967, Margulis & Fester 1991; 1993; Zilber-Rosenberg & Rosenberg 2008 Theis *et al.* 2016) y 2) *construcción y herencia de los nichos* (Waddington 1959; Lewontin 1983; Odling-Smee 1988, 2013; Laland *et al.* 1996, 1999; Day *et al.* 2003), ha sido posible entender la importancia evolutiva de las relaciones ecológicas entre organismos; así como la importancia ecológica de las relaciones evolutivas entre organismos y medioambiente.

El punto filosóficamente más sensible alcanzado por este nuevo entendimiento biológico ha quedado expresado en el concepto de “*holobionte*” (Margulis 1990, 1991 Bordenstein & Theis 2015). “La hipótesis del holobionte tiene profundas implicaciones para la forma en que estudiamos la vida”<sup>34</sup>. Dos implicaciones son fundamentales. La primera consiste en que los organismos no son más entidades discretas yuxtapuestas (Chiu & Gilbert 2015), sino agregados de interacciones biológicas, funcionalmente recíprocas y temporalmente organizadas. La segunda consiste en *entender la coexistencia como el principio general para la evolución de la vida*; así como la condición de posibilidad para el incremento de su complejidad, a saber, en la *jerarquía sinecológica: microbios, organismo pluricelular, simbiote, holobionte, metaholobionte y metaholobionte sinecológico*.

No es posible definir la evolución como un proceso discreto comprometido con un solo tipo de organismos en un solo tipo de hábitat. Por el contrario, los procesos evolutivos se desarrollan junto al paisaje ecológico involucrando a comunidades de organismos. Por ello la unidad de los organismos coexistentes en su comunidad biológica es tomada aquí como punto de partida. El horizonte de la presente investigación está siendo definido por el planteamiento de la pregunta aquí explícita: *¿Cómo es posible un modo tal de organización biológica en el que se integren la totalidad de los organismos y pese a las restricciones del espacio y el tiempo los organismos coexistan en la multiplicidad de modos con la que lo hacen?* El asunto de la evolución biológica compromete inevitablemente al asunto de la coevolución y al de la modificación recíproca entre ecosistemas y comunidades biológicas.

---

<sup>34</sup> “The holobiont hypothesis has profound implications for how we study life.” Gilbert 2019:308

Los organismos no evolucionan en un escenario axénico<sup>35</sup>; tampoco lo hacen en un medioambiente inerte o prefigurado abióticamente. Lo que constituye el ambiente natural de los tejidos vegetales y animales coincide en casi la totalidad de los casos con el nicho de una comunidad microbiana (McFall-Ngai 2005:35), por lo que no existen relaciones nulas a nivel comunitario (Fath 2007; Cazzolla Gatti 2016; Cazzolla Gatti *et al.* 2018). Esta coincidencia *espacio-* temporal no es azarosa, sino una manifestación ubicua de procesos simbióticos de cooperación coevolucionada (McFall-Ngai 2005). “Se ha vuelto más claro que nunca en la biología contemporánea la importancia de las interacciones mutuamente beneficiosas”<sup>36</sup>.

Podríamos reconocer en la actualidad de las ciencias biológicas tendencias más o menos diferenciadas. Cada una de estas atiende a un campo de cuestionamientos que plantean representaciones biológicas distintas. Estas diferencias constituyen *ámbitos erotéticos*<sup>37</sup> en los cuales cada representación plantea sus propios interrogantes y se refiere a distintos niveles de organización. La ciencia enmarca sus cuestionamientos en disciplinas definidas. Así por ejemplo, las preguntas que se orientan hacia los orígenes últimos de la vida en el planeta Tierra –y a la posibilidad de detectarla en análogos terrestres– se descomprometen de las preguntas que se orientan hacia la replicación artificial de sistemas mínimos biológicos en los laboratorios. En este caso diremos que *Astrobiología* y *Biología Sintética*, respectivamente, elaboran agendas de preguntas distintas y pertenecen, en consecuencia, a ámbitos erotéticos discernibles<sup>38</sup>. Aun cuando existe un lenguaje común y un intercambio disciplinar de conocimientos, estos llevan una carga semántica en sus enunciados problemáticos, una interpretación en el uso de sus metáforas, así como la marca teórica de su origen problemático. Existen intercambios teóricos, pero no una neutralidad de los elementos que se intercambian entre representaciones y ámbitos erotéticos. Tampoco existe una neutralidad en el intercambio de modelos y modos de experimentación.

---

<sup>35</sup> Axénico: termino utilizado en microbiología para referirse a cultivos celulares en los cuales no existe más que un tipo celular.

<sup>36</sup> “The role of close inter-species relationships has become clearer in contemporary biology than ever before, not least the importance of mutually beneficial interactions (mutualism).” Davison 2020:190

<sup>37</sup> Áreas o disciplinas científicas en las cuales una agenda de preguntas se plantea de acuerdo con objetivos específicos.

<sup>38</sup> A partir de aquí se consideran los *ámbitos erotéticos* con independencia de las nociones de paradigmas, marcos teóricos o programas de investigación. En muchos sentidos cada una de estas expresiones se refiere a ámbitos de investigación que coinciden con los campos erotéticos. No obstante existen algunas diferencias que se irán tratando a lo largo de la tesis.

El bioquímico llega a la conclusión de que la vida –para su formación– requiere de algunos elementos esenciales: agua en estado líquido, una atmosfera dinámica, una química del carbono, oscilaciones ambientales periódicas<sup>39</sup>, etc. Estos elementos no son de ningún modo, ni por mucho menos, los reactivos y las condiciones que el biólogo sintético suministra e impone a su experimento de laboratorio cuando construye genomas mínimos y células sintéticas (Choe *et al.* 2020).

Desde una perspectiva *geo-* fisicoquímica los fenómenos biológicos se superponen a un conjunto de condiciones abióticas necesarias y suficientes para la emergencia de la vida. Desde una perspectiva biosintética, en cambio, la vida se entiende como un conjunto de sistemas tecnológicos. Estos sistemas pueden aislarse y descomponerse hasta localizar todos los elementos extendidos en el espacio según un “diseño” –a partir del cual– pueda reproducirse artificialmente. En este último caso es evidente que las especulaciones sobre los orígenes de la vida y las relaciones funcionales del organismo con su ecosistema, comunidad o historia sean secundarias. Importan por el contrario, la actualidad arquitectónica de los sistemas que dejen entrever su esquema a partir de sus unidades estructurales, las cuales pueden ensamblarse quiméricamente con maquinarias moleculares provenientes de distintos organismos.

Así mismo, desde una perspectiva ecológica, evolutiva y embriológica; las cuestiones se centran en los orígenes últimos de la vida (evolución prebiótica) o en las últimas consecuencias de la descripción de sus elementos (biología sintética o biotecnología) solamente de un modo secundario. A medida que atendemos con prioridad a los procesos biológicos, más nos adentramos en un ámbito de cuestiones que atienden a su ejecución funcional y su ordenamiento temporal. La integración simultánea y total de todos estos procesos a distintos niveles es una directriz fundamental en el modo de hacer preguntas en esta parcela de las ciencias de la vida. Lo que equivale a formular el siguiente planteamiento:

En lo que distinguimos como entidades biológicas:

---

<sup>39</sup> A lo que el astrobiólogo sumaría las siguientes condiciones astronómicas y geológicas: i) Un planeta localizado en la zona de habitabilidad de sus sistemas estelar que se encuentre además a una distancia adecuada al núcleo de su galaxia. ii) Un fuerte campo magnético que refleje la radiación cósmica y iii) Una velocidad de rotación planetaria moderada para permitir un ciclo climático estable.

*¿Cómo están organizados los procesos que participan de la dinámica evolutiva? y ¿de qué modo es posible que estos procesos permitan, en función de ciertas determinaciones legales de la naturaleza; tanto la persistencia como el cambio; tanto la individuación como la integración; y así mismo, tanto la divergencia que construye nuevas formas como la convergencia que vuelve sobre las mismas funciones? Dicho de un modo más breve: ¿Cómo hemos de entender la diversidad y la unidad de la vida?*

Ciertamente esta última es una pregunta demasiado amplia. Para abarcarla es necesario mantener solo algunos de sus aspectos puntuales sin ignorar su *origen erotético* (Gr. ἐρωτητικός *interrogatorio*) ni su *nivel de análisis explicativo*. Desde su representación estándar, la teoría evolutiva ha quedado limitada por la propia utilidad de sus asunciones y no obstante –pese a estos límites– ha representado una de las revoluciones más relevantes para la ciencia. Se cree aquí que liberada de aquellos presupuestos, los nuevos fundamentos de la teoría biológica de la evolución (su representación sinecológica) pueden aportar su marco conceptual en investigaciones de otros campos científicos con otras agendas de preguntas. La extensión del conjunto de las entidades evolutivas puede expresarse por comprensión en la definición de la vida<sup>40</sup>. Es probable que en el transcurso de nuestra ciencia entendamos la existencia efectiva de entidades evolutivas hoy no consideradas organismos vivos, como por ejemplo, moléculas o estrellas. Si la selección natural por *supervivencia competitiva* se considera un caso especial de una ley más general, a saber, el de la *persistencia de las estructuras más estables* (Dawkins 1982), sean estas moléculas o estrellas *¿No deberíamos intentar concebir una instancia de esta ley general, que haga descansar la estabilidad y la persistencia de las entidades como producto de la duración coexistente y rítmica de los procesos cíclicos que las posibilitan?*

Si se han usado argumentos estándar de la biología evolutiva de las poblaciones como metáforas y herramientas heurísticas aplicables a otras áreas del conocimiento, *¿por qué no enriquecer y producir innovaciones conceptuales basadas en una representación novedosa de la evolución?*

---

<sup>40</sup> En teoría de conjuntos, comprensión y extensión son dos modos de notación. El primera cita una a una las condiciones o propiedades, el segundo enumera uno a uno los elementos.

Así, estos *procesos* persistirían, se desarrollarían y añadirían complejidad en su entorno, de un modo semejante a como lo hacen aquellas *entidades* que, incluso hoy, solo sabemos distinguir como “organismos” en un sentido estándar.

Existe la posibilidad científicamente razonable de que en nuestro mismo planeta exista una “esfera” de vida bioquímicamente paralela a la biosfera. Un *cuarto dominio biológico* omnipresente, pero “invisible” hasta el momento debido a nuestras limitaciones conceptuales y técnicas actuales (Hedlund *et al.* 2014; Huang *et al.* 2015; Bruno *et al.* 2017; Zamkovaya *et al.* 2021). Según la representación sinecológica que aquí se desarrolla; las entidades biológicas son partes temporales de procesos cuya evolución presupone la coexistencia dinámica de estas (las entidades biológicas) en el seno de una comunidad. Presupone además, que tal dinamismo está intrínsecamente estructurado sobre procesos cíclicos biológicos parcialmente estabilizados en un nicho cuya estructura es objeto de investigación y nivel de análisis irreductible. Finalmente, la agenda de la RSTE atiende al aumento de la complejidad y la producción de innovaciones que se produce como “ampliación” –o en un sentido estricto– como la actividad de las comunidades biológicas que estructura el paisaje evolutivo por medio de la construcción de relaciones simbiótica y fenológicas.

### 1.2.2 RSTE: Imperativos sinecológicos

Es probable que la representación sinecológica sea una vía abierta a la idea escasamente explorada de que la biología y la teoría ecológico-evolutiva puedan extenderse sobre múltiples niveles de organización y unificar áreas de conocimiento biológico e incluso, áreas de conocimiento científico en general. Además de las *entidades* biológicas otras entidades competencia de la química o la astrofísica; las ciencias de la información o las teorías económicas pueden, por ejemplo, ser susceptibles de estudiarse bajo una perspectiva sinecológica<sup>41</sup>. Debido a sus ventajas conceptuales la idea de utilizar a los *sistemas sinecológicos* como unidades de estudio se difunde en distintas áreas de conocimiento (cf. Devereaux 2020). *Los sistemas complejos son intrínsecamente sinecológicos.*

Uno de los rasgos más relevantes y propios de la representación sinecológica es que sus procesos constitutivos se encuentran sincronizados y diferenciados temporalmente según compromisos recíprocos. Los procesos se desarrollan y diferencian en períodos de persistencia más o menos estables dando lugar a un “cuasi- estadio” o “momento” dentro del ciclo vital que los “contiene”. Una oruga, por ejemplo, *es un cuasi- estadio* en la totalidad del ciclo vital de una mariposa. Análogamente todo el desarrollo ontogenético de la mariposa, desde la ovoposición hasta la muerte del adulto alado, que a partir de aquel huevo se desarrolla, es un *cuasi- estadio* en la totalidad de los múltiples ciclos vitales que anidan a lo “largo” y “ancho”<sup>42</sup> del ciclo vital del árbol. En momentos del ciclo vital del árbol y de sus estructuras arbóreas, las mariposas despliegan su ontogenia. Durante los *cuasi- estadios metamórficos* estos insectos depositan sus huevos y se alimentan (oruga), habitan en latencia metamórfica (pupa), se reproducen (imago) o mueren (cuerpo de la mariposa). *La “duración”, “persistencia”, “edad” o “tiempo de vida” de cada uno de estos momentos biológicos son atributos fundamentales para estudiar la organización sinecológica.* Durante cada uno de los momentos de un ciclo vital se establecen relaciones sinecológicas específicas (Corinne *et al.* 2021). Cada etapa del ciclo vital esta definido por una comunidad fluctuante tanto de holobiontes como de microbiomas y microorganismos

---

<sup>41</sup> Perspectiva sinecológica: ontología de procesos, hipótesis del metaholobionte sinecológico e hipótesis de la construcción de los nichos temporales.

<sup>42</sup> A lo “largo” de la duración del ciclo vital y a lo “ancho” de las relaciones simbióticas que se establecen durante el desarrollo estableciendo ritmos sinecológicos.

ambientales. En algunos casos debido a la sucesión temporal de comunidades microbianas a lo largo del ciclo vital estas diferencias pueden ser notables, así por ejemplo, mientras que los lepidópteros adultos cuentan con simbioses bacterianas, las orugas carecen de una microbiota intestinal residente (Hammer *et al.* 2017).

Los ciclos vitales de los organismos están conteniendo, a la vez que siendo contenidos, por otros ciclos vitales con los que establecen *ritmos de despliegue funcional*. Este *anidamiento de temporalidades biológicas* da lugar a una propiedad emergente relevante de la organización sinecológica: el ritmo o la fenología de la comunidad biológica. Dos ciclos vitales acoplados establecen, entrambos, acuerdos funcionales y ritmos emergentes que proveen de una fuente de variabilidad para la selección natural y la producción de esquemas temporales.

Los sistemas sinecológicos se estructuran alrededor de dos dimensiones imbricadas que podemos representar solo a fines descriptivos como diferenciadas. Muchos sistemas complejos pueden comprenderse organizados sinecológicamente de acuerdo con la topología de los acuerdos funcionales o *simbiología del sistema* (Gr. σύν *juntos*; βίος *vida*; λογία *ciencia*), como por ejemplo, cuando se definen las interacciones entre elementos de las ciudades, redes neuronales artificiales o sistemas económicos. Sin embargo, la coordinación temporal o *fenología del sistema* puede ser menos apreciada que la topología de las interacciones funcionales. Es último debido, en parte, a que visualizamos con mayor facilidad las relaciones entre elementos como trayectorias que representamos en el espacio; mientras que el desarrollo de los procesos extendiéndose en el tiempo pierde su aspecto más significativo, esto es, su dinamismo activo al ser representado en un mapa de interacciones. Lo cierto es que el enfoque sinecológico implica necesariamente ambos aspectos. Tal y como se señalará más adelante (*vid.* 3.2.2) un sistema sinecológico puede concebirse como “anidado” en un paisaje dual organizado en cuanto a los compromisos recíprocos de sus procesos; a la vez que organizado temporalmente en ritmos de ejecución funcional que establecen sus *cronogramas de desarrollo sinecológico*. *Por ello es necesario considerar la fenología que define aquella topología funcional, es decir, el anidamiento de temporalidades de la organización sinecológica.*

A menudo hablamos del tiempo de vida de una partícula subatómica, del tiempo de vida de un isótopo, de la duración de la actividad catalítica de una proteína. Es común referirse, así mismo, a la duración de un imperio, o a los ciclos de vida de estrellas y

planetas. No se mencionan aquí estas metáforas para preocuparnos de ellas en sus campos de estudio, sino simplemente para dejar constancia de que existen principios aparentemente universales que nos permiten describir a muchas entidades acordes con una ontología de procesos en la que cosas como partículas subatómicas, átomos, moléculas, imperios o estrellas son *cuasi-*estadios de procesos cíclicos *integrados de modo sinecológico* siendo el modo ejemplar y paradigmático el ciclo vital de un organismo. Los organismos se encuentran anidados en una comunidad de ritmos biológicos, geológicos y planetarios coexistentes y recíprocos. En este sentido, según se van describiendo, *los sistemas sinecológicos son intrínsecamente fenológicos*.

No podemos describir la reciprocidad de las interacciones funcionales en los sistemas sinecológicos si no consideramos en primera instancia el movimiento por el cual estas interacciones se vuelven recíprocas, dicho de otro modo, su evolución o la descripción dinámica de procesos de estructuración de la comunidad. *La evolución de un sistema sinecológico consiste en su proceso de estructuración*. Los organismos en tanto que sistemas sinecológicos estructuran la evolución de sí mismos y de otros organismos de su comunidad biológica –vía construcción de nichos– (*vid.* Cap. 2 y Cap. 3). Estos procesos no solamente pueden medirse en la escala evolutiva de la filogenia. La evolución no depende únicamente de mecanismos genéticos cuyo esquema de herencia impide a los organismos participar en su propia evolución. *La estructuración del sistema sinecológico (su evolución) puede y debe medirse en la escala ecológica donde el desarrollo, la etología y la cultura de los organismos tienen su contexto temporal de causaciones recíprocas en el anidamiento sinecológico*.

La filogenia es un aspecto de la estructura sinecológica, pero es necesario considerar, además, la *ontogenia* y los *hábitos* de los organismos (comportamientos individuales o sociales). La representación estándar de la teoría evolutiva puede modelar o explicar la “*supervivencia* del organismo más apto” (survival of the fittest), pero no puede con la misma eficiencia modelar o explicar la “*llegada de los más aptos*” (arrival of the fittest) al escenario evolutivo (De Vries 1904; Gilbert 2008; Wagner 2014) ni, peor aún, modelar o explicar la *pervivencia* y *coexistencia* de una comunidad de organismos una vez emergen poseen ya el título de su aptitud. A lo largo y ancho de su desarrollo (la duración de un ciclo vital en relación con ciclos vitales coexistentes) los organismos establecen acuerdos simbióticos diferenciados en el tiempo que se estructuran y modifican activamente. En los

holobiontes la transmisión de bacterias intestinales beneficiosas, por ejemplo, representa una contribución importante de los comportamientos sociales (Koch & Schmid-Hempel 2011). En artrópodos y vertebrados (Švorcová 2016) un componente fundamental de la microbiota es heredado o adquirido ambientalmente por medio de hábitos y comportamientos parentales o sociales (Bright & Bulgheresi 2010). Ya sea mediante la leche materna en mamíferos (Fernández *et al.* 2013; Jost *et al.* 2013; Sakwinska *et al.* 2016), mediante contacto físico íntimo desde del nacimiento en la mayoría de los vertebrados (Mackie *et al.* 1999; Gilbert 2014; Colombo *et al.* 2015; Baldo *et al.* 2015; Nuriel-Ohayon *et al.* 2016) o incluso, mediante la coprofagia tanto en mamíferos como en insectos (Osawa *et al.* 1993; Kovács *et al.* 2006; Brune & Dietrich 2015; Näpflin & Schmid-Hempel 2016), los organismos proveen y adquieren microbiotas vertical u horizontalmente (Ebert 2013). Los procesos de desarrollo ontogenético y los hábitos expresan y ocasionan la expresión de aspectos evolutivos relevantes que no se consideran desde una perspectiva simplemente filogenética o herencia exclusivamente vertical. La sucesión de los *cuasi*-estadios de desarrollo y los hábitos que en ellos se ejecutan confieren un canal de herencia, variación y selección de relaciones simbióticas y fenológicas de naturaleza distinta a la genética. Los ritmos biológicos son funciones del ecosistema que se estructuran coordinadamente sobre la base de acuerdos y hábitos sinecológicos. Podría recordarse en este sentido la noción aristotélica de que “la frecuencia crea una naturaleza” (Aristóteles 1998: II 452<sup>a</sup> 27-30).

Los ritmos de desarrollo y los hábitos de los organismos contribuyen en el diseño del paisaje funcional y temporal en el que cada uno de ellos evoluciona. Estos paisajes no son ya una exterioridad prefigurada, sino el proceso de estructuración de un sistema vivo, en otros términos, el metaholobionte sinecológico. Aquello que llamamos entorno es también un organismo sinecológico. “Dicen que el hábito representa una segunda naturaleza. ¿Quién puede saber si la naturaleza no es más que un primer hábito?”<sup>43</sup>. Lo que durante gran parte de la biología evolutiva era considerado como el medio ambiente selectivo es una comunidad de organismos vivos que se desarrollan y así expresan hábitos o etologías. El nicho de un insecto polinizador no es una porción inánime de medio ambiente, sino un organismo: una planta cuya ontogenia y “comportamiento” coevoluciona junto con su polinizador en medio de una matriz de microorganismos.

---

<sup>43</sup> Blaise Pascal (*cf.* Margulis & Sagan 2010).

Los procesos que constituyen el ciclo vital de un holobionte reflejan en cierta medida, y de distintos modos, la estructuración de los otros tantos ciclos vitales con los cuales el holobionte coexiste. Pensemos en un holobionte con metamorfosis compleja. La explicitación de los compromisos simbióticos y fenológicos de una mariposa, por ejemplo, permitirían entender su evolución, a la vez que la participación correspondiente de esta en cada uno de sus simbioses. En cada *cuasi*-estadio metamórfico del ciclo vital de la mariposa los simbioses establecen –con esta– distintos compromisos sinecológicos. Así por ejemplo, los ciclos de vida complejos se caracterizan por cambios de nicho en el momento de la metamorfosis (Rowe & Ludwig 1991), si añadimos que en cada cambio de nicho se produce *construcción sinecológica* hemos de ser capaces de describir y medir los circuitos causales recíprocos en los *nichos sucesivos* de la mariposa. Cada *cuasi*-estadio del desarrollo del holobionte es expresión de un nicho construido a nivel de toda la comunidad. El movimiento evolutivo desde esta perspectiva recíproca, interdependiente y procesual consiste en la estructuración de relaciones simbióticas y fenológicas por medio de la cual los organismos expresan, en cada caso, sus compromisos simbióticos y fenológicos ya sea como nichos ecológicos o ciclos vitales.

Es importante tener una concepción de la evolución o del movimiento evolutivo acorde con la representación que tengamos de los procesos biológicos. En tanto que producción de linajes el movimiento evolutivo se representa como un cladograma; pero comprendido como la producción de simbiosis y fenologías el movimiento evolutivo se representa como estructuración sinecológica. La biología se ocupa del movimiento de las tendencias biológicas en su estado orgánico del modo que la física, en un sentido clásico, lo hace del movimiento de las tendencias de la materia en su estado inerte perceptible. La abstracción que esta última llama *gravedad*, la primera llama *evolución*. Quien estudia el movimiento de los proyectiles o las oscilaciones de un péndulo, no pierde de vista la generalidad del movimiento acelerado en campos gravitatorios. Puede representarse a este como absoluto o relativo; como una fuerza o una propiedad geométrica y no obstante, siempre se estará refiriendo a la coincidencia innegable entre el concepto de masa (o al de energía) y el concepto de grave en la idea de movimiento físico uniformemente acelerado tal y como puede observarse en objetos cotidianos que “caen”. De modo análogo, quien estudia los movimientos flagelares de *Escherichia coli* o la dinámica ecológica de una población de elefantes africanos, no ha de perder de vista la generalidad de estos movimientos. «Todo lo que se constata como veraz para *E. coli* también debe ser cierto

para los elefantes» (Claus 2004). Podrá representar estos movimientos como gradientes electroquímicos o como rutas migratorias definidas por influjos ambientales. Podrá decir que son rasgos adaptativos o neutrales y no obstante, siempre se estará refiriendo a la coincidencia innegable entre el concepto de organismo y el concepto de evolución en la idea de movimiento biológico interactivo dado en el seno de una comunidad biológica. Este movimiento no puede ser la “concreción fuera de lugar” (Whitehead 1925) de una estructura filogenética desprovista de un movimiento actual, sino que requiere de una visión funcional de la biosfera en la que esta –en su estructuración– actúa “como una bomba peristáltica que impulsa el despliegue de la vida; nuevas especies entran en acción, otras salen o se extinguen, habiendo podido evolucionar mientras ha durado su paso por el escenario” (Margalef 1993:251).

Originalmente los términos *evolución* (Lat. *evolvere* acción y efecto de dar vueltas hacia afuera) y *desarrollo* (Lat. *dis- rotulus- are* extender lo que estaba enrollado) compartían significados. La Representación sinecológica de la Teoría Evolutiva (RSTE) busca hacer explícitos (Lat. *explicare* plegar hacia afuera) los acuerdos simbióticos y fenológicos que se encuentran anidados en el metaholobionte sinecológico. Dicho de otro modo, *la RSTE busca desarrollar un programa de investigación que permita reconocer las causas recíprocas de la evolución de los organismos en el desarrollo de sus comunidades.*

Los procesos ontogenéticos, los cambios genéticos en las poblaciones, la diversificación de las especies, así como la dinámica ecológica de las comunidades son aspectos que han de considerarse conjuntamente atendiendo al desarrollo de *procesos anidados sinecológicamente*. No es posible distinguir claramente entre procesos desplegados a escalas de tiempo geológicas, ecológicas u ontogenéticas puesto que todas ellas se manifiestan de modo anidado en la actividad ecológica de los organismos. La definición de estos procesos diferenciados y limitados a dos escalas de tiempo (la filogenética y la ecológica) apunta a representar la diversificación biológica por ramificaciones aéreas tal como se indica en el *árbol de la vida* donde cada rama conquista un espacio evolutivo y se diferencia de su rama hermana. Un panorama evolutivo más actual prefiere representar la diversificación de los organismos no como el ramaje de un árbol sino como las hifas<sup>44</sup> o “raíces” de los hongos que se extienden por debajo de la tierra.

---

<sup>44</sup> Las hifas son filamentos microscópicos que se reúnen con otros filamentos para formar el cuerpo vegetativo de los hongos, el micelio.

Confluyendo unas con otras, las hifas (Gr. ὑφή *red*) se modifican recíprocamente durante su crecimiento y conforman el micelio<sup>45</sup> de los hongos. Es oportuno figurarse la evolución como representada por el concepto del *micelio de la vida*. La reinterpretación ecológica y simbiótica de la evolución ha propuesto también sustituir la imagen del árbol de la vida por la del *rizoma de la vida* (Raoult 2010; Georgiades & Raoult 2012). Estas representaciones de la evolución como *anastomosis* (Margulis 1991) o *rizomas* (Ramulu *et al.* 2012) son mucho más cercanas a la idea del anidamiento evolutivo que aquí se propone, con la diferencia de que la idea del *anidamiento sinecológico* destaca el proceso de la participación biológica o construcción de nicho (nido) a escala comunitaria en el *nido de la vida*. La evolución en tanto que estructuración de las comunidades biológicas esta promovida por la misma actividad de las comunidades biológicas, de ahí la relevancia de una noción recíproca de causalidad.

La distinción entre causas próximas y causas distales en evolución (Mayr 1961; Tinbergen 1963) o la distinción entre *historias* y *genes* son modos de expresar esta problemática fundamental en evolución y ecología. No es posible integrar ambos ejes temporales si, *por una parte*, citamos la evolución de los organismos como una trayectoria de formas desplegada mediante la herencia de genes y constricciones filogenéticas y *por otra parte*, citamos un espacio de probabilidades contextual o un espacio ecológico de fases. Si nos figuramos esta dicotomía entre genes y ambiente no hay nada más que decir respecto a la integración de la evolución y la ecología, pues ningún aspecto *no* genético es heredable; mientras que todo aspecto ambiental es contingente. Poco podemos hacer para establecer una verdadera dialéctica entre ecología y evolución si la herencia se concibe como exclusivamente genética o causal y el entorno como algo externo exclusivamente contextual o contingente.

Desde la perspectiva sinecológica que aquí se defiende, los genes no importan el elemento causal exclusivo que traza “el camino marcado” de las genealogías. Los contextos ambientales tampoco son “un cúmulo azaroso de procesos difusos” que interactúan de modo contingente y que, por lo tanto, deben mantenerse al margen de las secuencias causales genealógicas. Aquí se adopta una postura diferente. *Por una parte*, el pasado histórico –escrito en los genes– ha sido contextualizado y es también contextual; aporta con un espacio de fases epigenético no determinado debido fundamentalmente a que los

---

<sup>45</sup> Conjunto de hifas que conforman la parte vegetativa del hongo.

genomas han dependido siempre de relaciones simbióticas profundas al constituir linajes de holobiontes como plantas y animales. En este sentido también sus mecanismos de expresión son contextuales. *Por otra parte*, desde la perspectiva sinecológica para la evolución y la ecología, el contexto asociado a la estocasticidad ambiental es también causal –en el sentido de que guarda cierta información que se transmite inalterablemente a través de las generaciones y ciclos vitales de los organismos–. La herencia no consiste exclusivamente en transmisión de genes. Pueden heredarse factores causales y evolutivos mediante comunicación o inducción. Existen múltiples aspectos ecológicos heredables que envuelven a más organismos que los antecesores genealógicos (*vid.* 2.3.2).

Más aún, si nos centramos en el aspecto fenológico de los sistemas sinecológicos podemos apreciar que el contexto temporal es probablemente uno de los aspectos más estables que existe en el medio ambiente. La fenología del sistema constituye una fuente de información, a la vez que ofrece una ámbito de constricciones evolutivas sumamente importante que determinan el desarrollo y la actividad de los organismos. Los ciclos de los días, las noches, las estaciones y las mareas –entre otros– han persistido casi imperturbables desde mucho antes de que la Tierra contuviera a las primeras formas de vida organizadas. La vida ha estado siempre bajo el péndulo de los ciclos diarios y estacionarios, se ha constituido como un anidamiento de ciclos vitales precisamente porque su crisol (el planeta Tierra) ha sido un anidamiento de ciclos astronómicos: la Luna orbitando nuestro planeta y este –rotando sobre su propio eje– ha hecho lo propio alrededor del Sol durante los 4000 millones de años en los que la vida existe. La rotación terrestre, por ejemplo, ha constituido un aspecto fundamental para la organización biológica de la materia. La vida en un planeta cuyo periodo rotacional tarda 24 horas está regida por *ritmos circadianos*, esto es, por ritmos muy cercanos a una duración de 24 horas. Todos los organismos desde las cianobacterias hasta los corales y desde los humanos hasta los musgos tenemos procesos similares de autorregulación de nuestros ritmos de actividad biológica (Ouyang *et al.* 1998; Woelfle *et al.* 2004).

Atender a estas constantes temporales (la duración de los ciclos y el clima asociado) nos permite considerar que ni el pasado evolutivo se manifiesta exclusivamente mediante la herencia de información genética, ni el presente ecológico se manifiesta exclusivamente como estocasticidad ambiental. El pasado evolutivo y el presente ecológico están siempre operando en la actualidad del movimiento evolutivo que –según se ha dicho– es la

estructuración de un sistema sinecológico: *Hay memoria y persistencia evolutivamente significativa en el entorno; hay actualidad y contingencia evolutivamente relevante en el genoma.*

Las causas próximas determinan tanto como las causas distales el desarrollo evolutivo del sistema porque no existen más que *causas recíprocas “intermedias”* (ni del todo distales ni del todo próximas). Esto solo resulta ser evidente si en lugar de genes, organismos, poblaciones y clados atendemos a los procesos sinecológicos. A la vez que, si en lugar de una causalidad lineal, atendemos a un sentido de *causalidad recíproca*. Como consecuencia constataremos que la actividad de los organismos regula y expresa el desarrollo de la comunidad biológica que, a su vez, determina tal actividad.

La memoria genética es uno de los canales configuradores del sistema. Existen una variedad de canales que comunican y configuran el paisaje ecoevolutivo. No solo lo ambiental es estocástico por mantenerse fuera del canal de la herencia genética. Los aspectos ambientales son también estructuras que impone límites, coordinan y sincronizan la evolución de los organismos de modos concretos. La idea que solo un programa genético puede tener tales propiedades no se corresponde con nuestros conocimientos actuales. El canal genético no *porta* exclusivamente la memoria histórica del sistema ni *aporta* exclusivamente el elemento de estabilidad y variación en la reproducción de los ciclos vitales. Si fuese necesario un conjunto de genes, en cada caso, para coordinar los finamente coordinados movimientos de enjambres de insectos *eu-* sociales, bandadas de estorninos, bancos de sardinas u orfeones humanos; los genomas serían extremadamente grandes y redundantes a distintos niveles (*vid.* 3.1.1). Del mismo modo que la fórmula: *un gen, una proteína* resultó ser una generalización burda; la fórmula: *un genotipo, un set de rasgos adaptativos individuales* resulta ser imprecisa. Los rasgos adaptativos de un holobionte se producen por la coordinación de múltiples genomas. Las secuencias de los genomas producen una multitud de conocimientos biológicos, en efecto, pero entre ellos el entendimiento más importante proviene de que esta perspectiva es “solo una parte de un enfoque emergente basado en *sistemas multiómicos*<sup>46</sup>” (Toth & Zayed 2021:1) en evolución y construcción recíproca de nichos.

---

<sup>46</sup> Sistemas evolutivos complejos que implican interacción de múltiples niveles biológicos desde los niveles de interacción molecular hasta los niveles de interacción sinecológica.

Es debido a los contextos y a la interpretación biológica de estos que mediante acciones simples llevadas a cabo por cada organismo individual se consigue un grado tal de coordinación y la emergencia de funciones complejas. Es debido a la reciprocidad funcional con nuestros simbioses que los organismos llevamos a cabo tareas tan sumamente complejas como espontáneas y ejercemos nuevos nichos ecológicos. El canal genético porta también –inscrito en los genomas– la aleatoriedad de los acuerdos comunitarios; el alto grado de interferencia de genomas virales y microbianos en hospedadores eucariotas son evidencia de ello. El genoma nuclear eucariota consiste en un mosaico de secuencias provenientes de organismos procariotas, arqueas y bacterias ancestrales (Hasegawa *et al.* 1996; Kurland *et al.* 2003). Existe evidencia de que las interacciones simbióticas entre eucariotas y bacterias son facilitadas por las transferencias horizontales de genes (Nakabachi 2015:24) lo que sugiere un panorama complementario al esquema por el cual las rutas evolutivas divergentes pueden resolverse trazando filogenias conformes a un conjunto de marcadores genéticos<sup>47</sup> o rasgos morfológicos.

Sugiero que existe error conceptual por medio del cual la historia filogenética se halla desarticulada del contexto sinecológico. Habiéndonos fiado de la magnífica idea darwiniana del esquema genealógico de la evolución (el árbol de la vida); hemos intentado imponerlo sobre una multiplicidad de hechos evolutivos. Habiendo olvidado que en la evolución de la vida el esquema es indistinguible del proceso de su configuración, se ha hipostasiado la estructura esquemática del proceso de estructuración. Hemos aplicado la abstracción filogenética (el esquema genealógico) como una herramienta en resolución para múltiples tareas incluyendo la tarea de explicar y describir procesos sinecológicos. Evidentemente no es lo mismo un esquema filogenético *auto-*organizado a lo largo de la historia de la evolución de la vida que la abstracción esquemática sobre la cual organizamos otro tipo de contenidos. Evidentemente, no es lo mismo el árbol –que crece y se configura ampliando las dimensiones sinecológicas<sup>48</sup>– que la figura de un árbol sustancial y quiescente sobre la cual se ordenan contenidos diversos como genealogías o filogenias. Este asunto no es trivial. La metáfora arborescente o filogenética ha condicionado nuestro pensamiento del cambio evolutivo y del cambio ecológico, algo que ha dependido de interpretar el esquema esencial de un árbol. Siendo estrictos, la forma de un árbol

---

<sup>47</sup> Genes que permiten determinar aspectos de las relaciones filogenéticas entre grupos.

<sup>48</sup> *Árbol, cúmulo de riqueza / En ti se asiste al agigantamiento / Del tiempo y del espacio. Alabanza al árbol. Miguel Hernández.*

cualquiera no es una de las variantes de un único árbol ancestral común, la forma arbórea se ha producido convergentemente en al menos nueve grupos separados de plantas (Niklas 1997, Donoghue 2005, Stein *et al.* 2007 McGhee 2011).

Mientras la RETE es una representación histórica basada en evidencias genéticas o morfológicas, la RSTE apunta a que el pasado y presente sinecológico coexisten como la expresión actual de los acuerdos *simbiótico-fenológicos*. Por ello, en la representación sinecológica, las distinciones entre medio ambiente y organismo, así como entre pasado geológico y actualidad ecológica se difuminan. La polarización entre causas últimas y próximas; genes y contextos ambientales o historias de vida, pertenecen a la estructura de un pensamiento estandarizado en evolución debido a que no ha sido posible incorporar en él los marcos conceptuales de disciplinas que por sí mismas merecen refundar la biología evolutiva –al proponer alternativas a esta polarización–.

Estos marcos conceptuales alternativos son: 1) *La ecología de microorganismos*; 2) *la simbiogénesis y teoría holobionte*; 3) *la construcción y herencia de nichos* y 4) *la fenología*. Estas disciplinas especializadas por la ejecución de sendas agendas de planteamientos problemáticos han impuesto lo que aquí se denominará, inspirado por la expresión utilizada por McFall-Ngai *et al.* (2013) y Bosch & Miller (2016), varios “imperativos” biológicos o generalizaciones. Los imperativos van más allá de las agendas planteadas durante la consolidación del darwinismo en la nueva síntesis en evolución y las “desafían a actualizar teorías fundamentales que alguna vez parecieron intocables”<sup>49</sup>:

**1.- Imperativo microbiológico:** Todos los hábitats posibles de la Tierra están habitados por microorganismos.

**2.- Imperativo holobionte:** Todos los organismos multicelulares son holobiontes y han evolucionado en función de eventos simbiogénéticos y *filo*- simbióticos.

**3.- Imperativo construccional:** Todos los organismos construyen sus entornos ecológicos

---

<sup>49</sup> “Groundbreaking research on the universality and diversity of microorganisms is now challenging the life sciences to upgrade fundamental theories that once seemed untouchable. To fully appreciate the change that the field is now undergoing, one has to place the epochs and foundational principles of Darwin, Mendel, and the modern synthesis in light of the current advances that are enabling a new vision for the central importance of microbiology.” Bordenstein & Theis 2015:1

4.- **Imperativo fenológico:** Todos los organismos disponen de un sentido de temporalidad que les permite coordinar los momentos de su ciclo vital con los ciclos del entorno y los ciclos vitales de sus coexistentes.

Y como síntesis de estos cuatro “imperativos” el **Imperativo Sinecológico:** Todo organismo es un estructura sinecológica, simbiótica y fenológica.

El valor aportado por estos imperativos a nuestro entendimiento de la vida recae precisamente en que han permitido observar lo difuminados que se encuentran los límites de los elementos que se seleccionan y evolucionan (organismos, poblaciones y linajes); así como los límites de los engranajes (selección, variación y herencia) del dispositivo evolutivo elaborado por la RETE.

Los aspectos sinecológicos, simbióticos y fenológicos que resumirían los imperativos citados, no son incluidos en el marco representacional adaptacionista. La RETE se configura un entendimiento cinético de la evolución, a saber, la distribución espacial de los alelos en determinados momentos y para determinados rasgos morfogenéticos. Desde esta perspectiva, los modelos biológicos coinciden con los modelos físicos al modo de una mecánica estadística para modelizar el comportamiento de poblaciones de partículas. O bien, una mecánica clásica de trayectorias evolutivas que se extienden en espacios lógicos de probabilidades. De este modo, la complejidad del panorama evolutivo se reduce a la coexistencia de formas discretas, genomas y diseños (Dawkins 1986; Dennett 1995; Ahouse 1998) que carecen por sí mismos de la duración y la persistencia de una estructura dinámica constituida por procesos anidados en funciones y despliegues temporales recíprocos. La investigación estandarizada del movimiento evolutivo se orienta a una explicación para la producción de rasgos morfogenéticos en escalas de tiempo geológico. Mientras que la investigación estandarizada en ecológica se ocupa de explicar –para un momento dado– la distribución de dichos rasgos en las poblaciones, con el objetivo de analizar su estructura demográfica y genética (Slatkin 1994).

Por el contrario, en esta tesis se defiende una representación sinecológica de la evolución. Asumiendo la investigación evolutiva desde esta nueva perspectiva, la evolución de los organismos nos remite a la búsqueda de explicaciones posibles para el movimiento evolutivo o “dinámica evolutiva” que se manifiesta en el proceso de estructuración funcional y temporal de las comunidades biológicas en el seno de las cuales

se estructuran los mismos organismos. Tal dinamismo definido en términos de procesos vivos y no como cosas inertes (Bailly & Longo 2011; Longo & Montévil 2012; Montévil 2020) ha de cumplir con al menos tres condiciones:

En *primer lugar* ha de resaltar la coexistencia de los organismos en un nivel de organización comunitario (sinecología). En *segundo lugar* ha de manifestar la coexistencia de los organismos mediante la cooperación funcional (simbiosis). En *tercer lugar* ha de representar la interacción de los organismos mediante ciclos de ejecución sincronizados a distintos niveles (fenología). Sugiero que desde esta perspectiva de la evolución es posible dar cuenta de cómo los organismos construyen las estructuras simbióticas y fenológicas en las que llevan acabo su medioambiente funcional, espacial y temporal.

### 1.2.3 Teoría de la Construcción de Nichos y Fenología

Los procesos de *construcción de nichos sinecológicos* (vid. Cap. 2) sobre los que dirigiré mi estudio atienden a una *escala de tiempo ecoevolutiva*. Defino esta escala temporal de acuerdo con la Teoría de Construcción de Nichos (TCN). Según esta teoría los organismos tienen la capacidad de modificar el entorno que experimentan (Odling-Smee 1988, 1996, 2003, 2013; Laland *et al.* 1996, 1999; Day *et al.* 2003). Las relaciones entre la modificación del entorno y las presiones de selección se desarrollan en la “superposición de las escalas de tiempo de la dinámica ecológica y la dinámica evolutiva”<sup>50</sup>. Es decir, TCN se refiere a los procesos que se desarrollan en un ámbito sinecológico donde es posible distinguir *contextos ontogenéticos, etológicos y fenológicos*. Aunque los procesos ontogenéticos y etológicos han sido evolutivamente considerados desde una variedad de perspectivas que los abordan con cierta independencia, la relación entre evolución y fenología no ha sido considerada con profundidad durante el desarrollo clásico de las teorías evolutiva y ecológica.

Solo recientemente la fenología se ha entendido como una ciencia que además de ser descriptiva permite conceptos predictivos sobre la evolución de las especies (Parmesan 2006). La *fenología* (Morren 1849) consiste en el estudio de los patrones temporales asociados a las secuencias del desarrollo de los organismos (Lowry 2013). La fenología intenta dar cuenta de la sincronización que existe entre los procesos climáticos y los ciclos de los seres vivos. El momento en que los eventos biológicos se dan en relación con los ritmos anuales y diarios es un aspecto importante del ciclo de vida de una especie y de cómo esta interactúa con otras especies y su entorno (Johansson *et al.* 2015). La *multi-especificidad* de organismos en una escala global de interacciones y sincronizaciones con los eventos climáticos son aspectos de la fenología; una ciencia integrada con amplias posibilidades teóricas para completar y reforzar el panorama de la teoría evolutiva actual (Parmesan 2006; Johansson *et al.* 2015).

---

<sup>50</sup> “Evolution thus entails networks of causation and feedback in which previously selected organisms drive environmental changes, and organism-modified environments subsequently select for changes in organisms. In recognizing developmental processes as evolutionary causes, this perspective is intellectually aligned with other developments within evolutionary biology, including ‘developmental systems theory’, the active role of behavior, developmental plasticity, ‘evo-devo’ and ‘eco-devo’, and is also central to the argument for an extended evolutionary synthesis. It is also aligned with eco-evolutionary dynamics theory because feedbacks between environmental modification and selection pressures may develop when the timescales of ecological and evolutionary dynamics overlap.” Laland *et al.* 2016:195

Solo con el advenimiento y tratamiento adecuado de conceptos generales –como *simbiosis*, *plasticidad fenotípica* y *construcción y herencia de nicho*– se ha podido entrever la importancia que tienen los aspectos fenológicos en la evolución de los organismos. Algunos trabajos han explorado la construcción de nichos mediante la *plasticidad fenológica*. Se ha propuesto que en el reino vegetal “la plasticidad y la fenología del desarrollo pueden ser procesos extremadamente efectivos de construcción de nichos” al determinar “el entorno estacional al que se exponen las diferentes etapas de la vida de las plantas”<sup>51</sup>. Estos estudios sugieren que la relación entre los fenotipos y sus entornos –vía construcción de nicho– pueden influir en la dinámica de la adaptación de ciertas especies al modificar las *relaciones pleiotrópicas*<sup>52</sup> a lo largo de el ciclo de vida de los organismos estudiados (Donohue 2014), así como causar expresión de novedades en el ciclo de vida. Existe una relación sugerente entre *plasticidad fenotípica*, *construcción de nicho* y la producción de *variaciones fenológicas* e *innovaciones biológicas* concernientes a los *cronogramas ontogenéticos*, *etológicos* y *fenológicos*.

Sugiero que este tipo de construcción de nicho tiene consecuencias evolutivas que son claramente diferenciables de las consecuencias morfogenéticas y demás modificaciones ambientales. La construcción de nichos importa la posibilidad de modificar el paisaje temporal en el que la evolución actúa. La duración y la sucesión de los estadios ontogenéticos influyen en el ritmo de la construcción de los nichos. En cierto sentido, los ciclos de los organismos actúan como “zeitbers”<sup>53</sup> o *sincronizadores de los relojes endógenos* de otros organismos coexistentes. Así como la radiación luminosa en los ciclos de los días y las noches, el clima estacional o el ciclo de las mareas; los ciclos biológicos en la comunidad contribuyen al diseño fenológico del ecosistema. Los ciclos biológicos se ven influidos *multi-* dimensionalmente por factores biológicamente producidos que acompañan la ontogenia y la etología de todos los organismos existentes.

Cada vez resulta más evidente el papel fundamental de las simbiosis del desarrollo y la plasticidad fenológica. Ambos procesos se pueden entender desde una perspectiva

---

<sup>51</sup> “Developmental responses in phenology, moreover, effectively determine the seasonal environment to which different life stages are exposed. This review gives some examples of niche construction in plants drawn from our own work and discusses how interactions among niche-constructing traits can alter ecological and evolutionary dynamics.” Donohue 2005:83-84

<sup>52</sup> Múltiples efectos fenotípicos causados por la acción de un solo gen.

<sup>53</sup> Término en lengua alemana que en español puede traducirse como “dador de ritmo” o sincronizador, al hacer referencia a cualquier señal ambiental externa al ritmo endógeno, por la cual –este último– se sincroniza con los ritmos ambientales.

fenológica y cronobiológica como manifestaciones simbióticas por las cuales los ritmos de un hospedador –en una amplia variedad de contextos– modifican la duración y el número de estadios de desarrollo de los hospedadores (y viceversa *cf.* Lee *et al.* 2019).

Según la propuesta que aquí se desarrolla, las comunidades biológicas persisten en un anidamiento funcional ecológico. Este anidamiento o ***nido funcional*** es dinámico y facilita los rumbos evolutivos de la comunidad biológica. No se hace aquí distinción fundamental entre medio ambiente y organismos. El medio ambiente –durante el desarrollo de la idea moderna de evolución– se ha comprendido mediante un dualismo que polariza la distancia entre este y los organismos. El medio ambiente es *un conjunto de organismos (virus, bacterias, arqueas, eucariotas unicelulares y pluricelulares como hongos, plantas, animales, etc.), en una matriz microbiológica que modifica metabólicamente la litosfera, la hidrosfera y la atmosfera*. Queda sobreentendido, desde esta perspectiva, la pertinencia de atender hacia los asuntos ecoevolutivos con la ayuda de ciencias ambientales y climatológicas; específicamente con el apoyo que ofrece la fenología para tratar explicativamente los acuerdos de interdependencia temporal que establecen los miembros del ***consorcio sinecológico***.

#### 1.2.4 Ritmos biológicos y producción de estructuras fenológicas

Los conceptos de holobionte y “metaholobionte” precisan de nuevos criterios para comprender la *identidad*, la *individualidad*, la *persistencia* y la *semejanza* de niveles de expresión sinecológica distintos de las **unidades biológicas homologables** con las que opera la representación estándar de la evolución. Entre estos niveles de expresión sinecológica, distintos de partes morfológicas y partes genómicas –y de ningún modo reductibles a ellas– se encuentran **procesos sinecológicos** como relaciones simbióticas y los ritmos biológicos. Los **ritmos biológicos** son definidos aquí como *patrones temporales cíclicos de interacción simbiótica que persisten con cierta estabilidad en distintas escalas de tiempo o contextos de duración* de procesos (*etológicos, ontogenéticos, ecológicos, etc.*). Los ritmos biológicos tienen cuatro características fundamentales: *a)* son ubicuos; *b)* expresan pautas de desarrollo en distintos contextos de duración que involucran las actividades sinecológicas; *c)* facilitan la coexistencia y la interdependencia funcional del consorcio evolutivo holobionte o metaholobionte; *d)* se construyen sinecológicamente como nichos temporales o fenológicos.

Los ritmos biológicos están presentes en la totalidad de los procesos y eventos naturales. Están definidos por ritmos externos, a la vez que por ciclos biológicos y ecológicos. En consecuencia, los ritmos biológicos dan lugar a una **conurrencia de procesos** con periodos que se pueden detectar dentro de un rango de frecuencias que va desde un ciclo por segundo –como sucede en ciertos comportamientos animales– hasta un ciclo por cada 10.5, 21 o 200 años –como sucede con ciclos biológicos dependientes de la actividad solar– (Cornélissen *et al.* 1999; Raspopov *et al.* 2008). Por lo cual, es necesario definir los niveles de organización biológica de recurrencia de dichos eventos, así como los periodos *bio- geo- climáticos* de variación. Principalmente se refiere aquí a los ritmos biológicos que implican procesos de desarrollo y comportamientos recíprocos entre los miembros de una comunidad biológica a escalas fenológicas. Los periodos de variación (la medida de la frecuencia de dichos ritmos en relación con el “*Tiempo*” ecológico), así mismo, determinará ámbitos de temporalidad *infradiana, circadiana, circalunar, o estacional*. Podrían definirse escalas mayores de duración y recurrencia biológica cuando ampliamos el ciclo de variación *bio- geo- climático*. Por ejemplo, los ciclos de actividad del sol asociados con cambios en la estructura de su campo magnético (ciclos de Schwabe) tienen un impacto significativo en el clima y la vida terrestre (Brown 1976; Verschuren *et*

*al.* 2000; Hodell *et al.* 2001; Cornelissen *et al.* 2011). Estos ciclos *circadecanales* (10-11 años) y *semicircadecanales* (5-6 años) correlacionan con el ritmo en las fluctuaciones de poblaciones de animales y plantas (Elton 1924; Sinclair *et al.* 1993; Krebs *et al.* 2001; Klvana *et al.* 2004), así como con una incidencia de fisiopatologías humanas (Halberg *et al.* 2000; Davis 2006; Hrushesky *et al.* 2011) y pandemias (Hayes 2010). La radiación solar *per se* tiene efectos conductuales, endocrinológicos, inmunológicos, fisiológicos (Lowell *et al.* 2008; Hrushesky *et al.* 2011). La radiación solar tiene, además, efectos sinecológicos en los seres vivos capaces de determinar las relaciones simbióticas y fenológicas en el holobionte, el metaholobionte sinecológico y el ecosistema. De modo que variaciones en la exposición solar son evolutiva y sinecológicamente fundamentales.

Los ritmos biológicos no son cosas o partes extensas de cosas, sino manifestaciones recursivas de “procesos estabilizados” (*cf.* Dupré & Nicholson 2018), ***pautas temporales de ejecución sinecológica***. Podemos también definir los ritmos biológicos como “precipitados” (Simons 2018:55) temporales de procesos funcionalmente recíprocos que contribuyen a la persistencia y la coherencia simbiótica de la comunidad biológica o metaholobionte. Los ritmos biológicos son una expresión de la coexistencia de los organismos y por lo tanto, una manifestación ubicua de la “organización temporal biológica” (Bailly *et al.* 2011:3). Los ritmos biológicos son el resultado de presiones evolutivas combinadas (Hut & Beersma 2011) que seleccionan rasgos dependientes de múltiples genomas asociados (Bordenstein & Theis 2015) y no simplemente rasgos individuales. Se trata de rasgos del sistema comunitario sinérgicos y organizativos (Sukhoverkhov & Gontier 2021). La ***coexistencia e interdependencia funcional*** –y no la ***segregación espacial***– es la condición necesaria para la producción de ritmos biológicos, así como para la producción de otro tipo de características sinecológicas incluidas las novedades funcionales.

Los ritmos no se encuentran “anclados” genéticamente (Halberg *et al.* 1995), sino que se estructuran sinecológicamente como ***nichos fenológicos construidos*** que son modelados por fenómenos *helio-* geofísicos, pero además, por otros ciclos vitales. Los ritmos biológicos se establecen como pautas de interacción simbiótica en momentos o segmentos de procesos biológicos coexistentes y refieren a un nicho de tipo temporal o nicho fenológico (*vid.* Cap. 3). Los ciclos de polinización, fructificación, germinación de las semillas y crecimiento de las plántulas, por ejemplo, siguen ritmos marcadamente

estacionales en los que cada momento de la planta en desarrollo coincide con momentos específicos de los organismos que dependen de tales plantas y que, por lo tanto, expresan recíprocamente, junto a ellas, un nicho ecológico. Las relaciones fenológicas expresan, mediante ritmos biológicos, los acuerdos ecológicos del sistema. La dinámica por la cual los ritmos biológicos se estructuran en el seno de sus comunidades con resultados evolutivos que dependen de la actividad de los organismos se entiende aquí como *construcción de nicho temporal*.

En términos generales, los resultados evolutivos de la dinámica de producción de ritmos biológicos, esto es, la ejecución de los nichos temporales puede tener efecto sobre la producción de nuevos *rasgos fenotípicos fenológicos* que afectan a la *evolutividad del sistema*. La producción y ejecución de los nichos temporales afecta a la evolución del proceso de estructuración de comunidades biológicas. Los factores que afectan la capacidad de evolución y el mecanismo para la evolución de esta misma “capacidad de evolución” (evolutividad) son poco conocidos (Pigliucci 2008), pero resulta útil suponer que están relacionados, al menos en parte, con aspectos simbióticos y fenológicos de la construcción de nichos.

La *plasticidad fenotípica*, por ejemplo, influye en la composición genética y la dinámica de poblaciones vegetales (Nicotra *et al.* 2010) y animales (Hoffmann & Schiffer 1998) y es por sí misma un rasgo en evolución constante (Lande 2009; Nussey *et al.* 2005; Bradshaw 2006; De Kort *et al.* 2016). Mediante plasticidad fenotípica los organismos generan rápidamente fenotipos que se adaptan de mejor modo ante perturbaciones ambientales dramáticas. Estos fenotipos pueden ser seleccionados adaptativamente (Waddington 1953; West-Eberhard 2003; Lande 2009; Levis & Pfennig 2016). Ahora bien, si estos “fenotipos flexibles” (Piersma & Van Gils 2011) expresan variaciones en los ritmos de acoplamiento y diferenciación temporal en los que se expresan acuerdos comunitarios; entonces tenemos variaciones fenológicas. Desde la perspectiva sinecológica de la construcción de nichos temporales (fenológicos) es necesario en *primer lugar*, que estas variaciones rítmicas afecten a toda la comunidad y en *segundo lugar*, que no sean variaciones pasivas, sino construcciones activas de nicho (*vid.* Cap. 2). La construcción de nichos fenológicos –o ritmos biológicos– puede entenderse como un caso especial de plasticidad fenotípica de rasgos fenológicos inscritos dentro de la construcción de nichos a escala sinecológica (*vid.* Cap. 3).

Los nichos se producen en medio de la evolución de las poblaciones mientras condicionan la evolución de estas. Son causa, a la vez que consecuencia, de la estructuración sinecológica. Cuantas más especies surgen más nichos ecológicos emergen “exponencialmente o distribuidos por ley de potencias” (Gatti *et al.* 2020) y así mismo, más aspectos simbióticos emergen asociados a pautas temporales de desarrollo. Los nichos son una contribución de toda una comunidad y se construyen mediante modificación biológica de aspectos dinámicos como la sincronización en el desarrollo de las redes acopladas de interacción simbiótica.

El espacio impone un límite a la propagación de los organismos. Los recursos, así mismo, están dados como una condición limitante. El espacio se optimiza, pero no se produce. Los recursos se usan y aunque se recambian por mecanismos biológicos, la tasa de recambio impone un límite inexorable para la coexistencia de los organismos. En la representación sinecológica de la evolución *el tiempo* –en clara diferencia del espacio y los recursos– se produce. Los organismos son capaces de modificar sus cronogramas de desarrollo y etológicos, al hacerlo modifican las presiones de selección que afectan a todos sus coexistentes entregando un nuevo material para la selección natural. Las relaciones temporales se modifican biológicamente por la acción de los organismos en el tejido funcional de las relaciones sinecológicas del ecosistema propiciando así cambios evolutivos. La evolución es productiva, efectivamente, pero además de formas variables y variaciones genéticas específicas produce ritmos variables en la ejecución funcional simbiótica del sistema. La evolución no simplemente produce cantantes, sino además canciones (Doolittle & Inkpen 2018). La evolución adaptativa produce –vía construcción de nichos– en el nivel del metaholobionte sinecológico ritmos diferenciales para el desempeño ecológico.

Genes, rasgos morfogenéticos, genomas, poblaciones o clados son ciertamente un tipo de producción evolutiva, pero a nivel sinecológico encontramos que muchos rasgos no se hallan determinados enteramente por la adaptación individual a un medio selectivo. Desde que los organismos son holobiontes muchos rasgos son la expresión de acuerdos simbióticos y declaran una cooperación, un coordinación y una sincronización múltiple. Este es un aspecto de la variación biológica que permanece subestimado. Cuando se caracterizan rasgos fenotípicos estándar se asumen pautas temporales de desarrollo y etología, pero estas, no se consideran sinecológicamente, sino a nivel de organismo y poblaciones. Las

instancias o variables de un rasgo son, así mismo, aspectos *morfo-* espaciales sin mayor importancia temporal a nivel del ecosistema.

Los cambios recurrentes de forma y tamaño que los organismos experimentan en respuesta a cambios estacionales sean estos ocasionados por el ambiente (*polifenismo*) o determinados por el genotipo (*ciclomorfosis*), no solamente afectan a la aptitud de los individuos. La aptitud de todo el sistema holobionte es afectada directa o indirectamente mediante la expresión variable de un carácter visible. Si apreciamos a los organismos como estructuras simbióticas y fenológicas es de suponer que las modificaciones de rasgos conspicuos como forma, tamaño o color son consecuencia, a la vez que causa, de un ajuste estacional integral en los distintos niveles de organización sin ecológica. Los niveles de organización afectados comprenden a los simbioses del organismo en cuestión, los microorganismos del entorno y los demás miembros de la comunidad biológica. El estrés ambiental que ocasionan estos ajustes estacionales puede –a nivel del holobionte– verse afectado por la presencia de simbioses microbianos.

Los pulgones (Orden *Hemiptera*), por ejemplo, llevan simbioses que brindan protección contra enemigos naturales y el estrés inducido por temperaturas elevadas (Reyes *et al.* 2019). Los pulgones expresan plasticidad fenotípica al poder producir descendencia alada (“morfo” o forma alternativa a las descendencia sin alas), en respuesta a la presencia de depredadores y esta capacidad es mediada por simbioses secundarios, así como por las plantas hospedadoras. Cambios morfológicos están asociados a cambios en las tasas de fecundidad puesto que el mantenimiento de las alas puede demandar compensaciones en la fecundidad y el mantenimiento de los simbioses. La variación genética y la plasticidad fenotípica a menudo resaltan una ***noción morfológica de rasgo adaptativo***. Es necesario, además, resaltar el aspecto temporal de la variación biológica y la capacidad de modificar fenologías o cronogramas de ejecución biológica, sin que la capacidad esté limitada por la variación y la herencia genética. La producción de estructuras simbióticas y ***estructuras de tiempo*** en el ecosistema son fundamentales. Desde la perspectiva sin ecológica la variación de rasgos morfológicos es menos relevante para definir la estructura del metaholobionte si antes no se consideran las variaciones rítmicas por las cuales los acuerdos funcionales se expresan. Este modo convencional de atender a los procesos biológicos guarda relación con el modo morfológico y filogenético de clasificar los organismos mediante el uso de

homologías. Charles Darwin (1878) escribió en el último capítulo del *Origen de las Especies*:

“Nuestras clasificaciones llegarán a ser, hasta donde ello sea posible, genealogías; y entonces revelarán verdaderamente lo que podríamos llamar el plan de la creación”.

Desde una perspectiva sinecológica resultan útiles otros modos de diferenciar a los organismos, a fin de definir su persistencia en el contexto sinecológico. No se trazan rutas o vectores evolutivos divergentes, sino que, en complementariedad a esta tarea estandarizada en biología evolutiva, se describen los circuitos de interrelación que en cada momento están definiendo el paisaje sinecológico y modificando con ello el paisaje adaptativo. Gilbert White (1784), por ejemplo, utilizó por vez primera un criterio no visual cuando separó dos especies de aves sobre la base de sus cantos (Haldane 1967). Es necesario considerar la importancia de estos criterios de clasificación aunque no sea para sustituir nuestros modos de clasificación, sino para entender las proporciones y los múltiples tipos de diversidad biológica no solo medible en términos de especies.

Las variaciones de la *estructura temporal* de la comunidad de organismos ofrecen un nuevo material para la selección. Este material no se encuentra allí disponible exclusivamente como variabilidad genética, los organismos producen con sus actividades variabilidad en el ritmo de ejecución y desarrollo de los procesos sinecológicos. Esta variabilidad producida afecta al paisaje adaptativo y está ejecutada en función de mantener la estructura sinecológica en la que los organismos evolucionan. Los ritmos diarios y estacionales son una fuerte presión de selección. Los organismos mejor sincronizados producirán más descendencia en el curso del tiempo. Por las mismas razones, los ritmos biológicos de un conjunto de especies funcional y recíprocamente dependientes (simbiontes) sirven como presiones de selección para el consorcio evolutivo. Los organismos no pueden intervenir en el periodo de los días y las estaciones, pero pueden intervenir –mediante plasticidad fenológica– en su propio desarrollo y evolución, así como en el desarrollo y evolución de sus coexistentes ecológicos. La Representación Sinecológica de la Teoría Evolutiva (RSTE) nos permite entender la estructuración de las comunidades biológicas como procesos anidados que implican a no solamente *genomas* y *metagenomas*. La RSTE nos permite definir estructuras del tiempo como *cronomas* y

*metacronomas*<sup>54</sup>, las cuales nos permitirían entender las construcciones comunitarias de los nichos fenológicos. Como consecuencia, algunas funciones biológicas ejecutadas en un rango de estados posibles se diferencian –en grado máximo– produciendo nuevos nichos temporales. Al permitir la coexistencia de los organismos, los nichos temporales abren nuevas posibilidades funcionales. Variaciones en los ritmos de ejecución funcional se suman a variaciones genéticas de rasgos adaptativos y producen nuevos nichos temporales mediante construcción de nicho. Los nichos temporales permiten nuevas coexistencias y abren nuevos nichos ecológicos que posibilitan la evolución por una vía adaptativa

La producción de los nichos (asociaciones simbióticas y ciclos biológicos) se manifiesta como una actividad metabólica de la comunidad biológica. Los nichos son *bio*-producidos como parte del *metabolismo del metaholobionte sinecológico* (*vid.* 3.1.4). La teoría de la construcción de nichos (en su sentido estándar), por sí misma ya va demasiado lejos al admitir este hecho evolutivo, pues estaría efectivamente incorporando una nueva dimensión en la causalidad evolutiva cuyas consecuencias alcanzan a la totalidad de la comunidad biológica y que son irrelevantes en términos adaptativos (*vid.* 2.1.2). Debido a algunos planteamientos específicos (Archetti 2015), la construcción de nichos carece de una dimensión sinecológica sólida. Sin esta dimensión es imposible prever las consecuencias simbióticas y fenológicas de las actividades de construcción de nichos. Limitada por los ejes del espacio y los recursos, la complejidad y la heterogeneidad de las coexistencias biológicas solo puede incrementarse de modo estable mediante la producción de ritmos en el eje del tiempo. Aunque los nichos temporales facilitan la segregación entre especies coexistentes no deben entenderse como un mecanismo de exclusión competitiva. Los nichos temporales deben entenderse como manifestación de una función del sistema sinecológico que lo mantiene, a la vez que lo amplía, en su espacio de posibilidades –o espacio evolutivo de fases– para producir nuevos acuerdos funcionales y fenológicos. Desde esta perspectiva sinecológica el concepto de holobionte y metaholobionte es fundamental pues ambos llevan implícita la condición de posibilidad de la coexistencia orgánica de la comunidad biológica que lo produce. La construcción de los nichos es una labor comunitaria posible mediante la producción de nichos temporales que faciliten la integración funcional del holobionte, mediante la coexistencia.

---

<sup>54</sup> Se acuña aquí este término (*vid.* Glosario).

Los ritmos biológicos son manifestaciones integrales de la ejecución funcional de los ecosistemas a través de los cuales podemos comprender la estructura temporal del paisaje evolutivo. Una ontología de procesos en lugar de una ontología de sustancias o eventos. A la vez que una perspectiva sinérgica, en lugar de un dualismo entre medioambiente y organismos, son los elementos fundamentales que compondrán una nueva perspectiva de la evolución que demanda entender la coexistencia de la comunidad biológica de acuerdo con variaciones periódicas. En atención a esta agenda es posible caracterizar la recurrencia cíclica de patrones temporales en contextos fisiológicos, del desarrollo, etológicos y fenológicos, así como entender la producción de estos mediante una ***Hipótesis de la Construcción de Nichos Temporales*** dentro de la estructura del Metaholobionte sinecológico.

### 1.3 Metaholobionte Sinecológico

Aquí se definirá al *metaholobionte sinecológico* como unidad de análisis para el estudio de la dinámica ecoevolutiva. Según la propuesta de una Representación Sinecológica de la Teoría Evolutiva (RSTE) esta unidad de análisis es un *sistema sinecológico* que comprende una comunidad de holobiontes y la matriz microbiana que vincula recíprocamente a la totalidad de sus elementos. La adopción del metaholobionte sinecológico como unidad de estudio es relevante para definir las propiedades ecológicas y evolutivas que se extienden en el ámbito espacial y temporal de las comunidades biológicas mediante la producción de funciones recíprocas y rítmicas. El estudio de muchas de estas propiedades permitiría entender la dinámica de múltiples niveles de organización coexistentes en un anidamiento simbiótico y fenológico que se modifican mediante la ejecución de actividades biológicas de construcción de nichos. Se considera aquí que un obstáculo que impide la adecuada incorporación de disciplinas sinecológicas y de marcos conceptuales alternativos a la perspectiva estándar de evolución y ecología es su concepción de unidad de selección. Para una parte de la biología evolutiva las unidades de selección son los genes y la expresión de estos en los organismos individuales posibilitados a la perpetuación genética *tras-* generacional. Aun cuando hay un consenso actual de que existen distintos niveles sobre los que actúa la selección natural, metodológicamente, la constatación y cuantificación de esta es paradigmática en rasgos fenotípicos como la variación genética en el alelo de una proteína o la variación morfológica de un órgano seleccionados ante un factor determinado. Se trate de un análisis *eco-* morfológico, *genético-* poblacional o de un análisis filogenético, las relaciones entre rasgos y factores determinan un nivel evolutivo desligado de su nivel ecológico. Las actividades de los organismos tienen a ser invisibles para la selección natural. El panorama puede constatarse como poblaciones y clados desligados de las comunidades debido a la elección de las unidades de selección e individualidad adoptadas en el análisis. Se han descrito antes (*vid.* 1.1.3; 1.1.4) los rasgos particulares de la sinecología en relación con las representaciones estándar en evolución y ecología. Aquí definiré a la sinecología sobre la base de la estructura sinecológica que estudia.

Para ello, *en primer lugar* (*vid.* 1.3.1) propondré un marco o representación de la individualidad biológica: la *Representación Ecológico-Evolutiva de la Individualidad Sinecológica* (REEIS). Haciendo uso de las exigencias conceptuales de los cuatro marcos

teóricos anteriormente señalados (*vid.* 1.2) sugeriré entender la individualidad de las comunidades biológicas, no ya como un nivel de organización y variabilidad biológica que se brinda a la selección natural, sino como un aspecto constitutivo de la propia organización biológica. Existe una *individualidad holobiótica* que se expresa en los organismos con rasgos similares a como esta se expresa en las comunidades y de modo semejante, a como la individualidad holobiótica se expresa en las comunidades de comunidades.

Señalaré que ante el debate acerca de cuál es el nivel de organización prioritario de selección es necesario asumir una actitud pluralista y plantear el asunto en los niveles de construcción de nichos, pues estos se estructuran sinecológicamente tanto en los holobiontes como en las comunidades de holobiontes. En *segundo lugar* (*vid.* 1.3.2) definiré un nuevo concepto sinecológico que se aplica a esta representación de la individualidad biológica: el concepto de *holobiocenosis*. Un modo de entender los niveles de organización biológica –desde la perspectiva sinecológica– nos obliga a modificar el concepto tradicional de comunidad biológica o biocenosis, pues en este, aún persisten bordes taxativos que definen por oposición a la comunidad y a su entorno. Del mismo modo, en la evolución de los organismos el concepto tradicional de comunidad biológica define por oposición al medio ambiente interno y al medio ambiente externo. Una vez atendidos estos asuntos sobre la individualidad sinecológica definiré en *tercer lugar* (*vid.* 1.3.3) a las comunidades biológicas como sistemas sinecológicos y unidades de análisis ecológico evolutivo. Propondré que las comunidades biológicas están organizadas como *Metaholobiontes sinecológicos*. Adicionalmente y en *cuarto lugar* (*vid.* 1.3.4) definiré la estructura jerárquica del sistema sinecológico señalando aspectos recursivos y dinámicos. Sugiriendo una metáfora topológica puntualizaré que el metaholobionte es un ámbito para la individualidad sinecológica y la causalidad recíproca en evolución y ecología que nos permite emprender nuestro estudio sinecológico de la construcción de nichos comunitarios de tipo fenológico.

### 1.3.1 Individualidad, continuidad y persistencia sin ecológica

El marco conceptual para la individualidad biológica propuesta por la perspectiva estándar de la evolución ha generado valiosos aportes para interpretar las relaciones estructurales de los ecosistemas a partir de procesos filogenéticos y procesos genético-poblacionales. La noción de individualidad biológica –en tanto que *organismo* (nivel de selección) y *población* (nivel de evolución)– ha permitido definir la estructura de las especies conformadas por poblaciones naturales y compuestas por organismos individuales. No obstante, esta noción de individualidad biológica no se presta a atender la evolución y ecología de funciones recíprocas y de ritmos de interacción simbiótica en holobiontes y comunidades biológicamente constituidas, como por ejemplo, selvas tropicales o corales. Los aspectos adaptativos que estructuran las poblaciones naturales parecen desconectados de las actividades biológicas que modifican el medio y condicionan la adaptación de los organismos (Uller & Helanterä 2019). Los conceptos estándar de *individuos darwinianos*, *poblaciones mendelianas* y *especies mayrianas* han limitado el planteamiento de los problemas evolutivos en términos de unidades ecológicas de evolución. Estas nociones de individualidad biológica no han dado lugar a la presentación de preguntas sobre unidades evolutivas de cambio ecológico:

¿Cuáles son las unidades biológicas que constituyen los ecosistemas y en virtud de las cuales la selección natural promueve la diversidad tanto de organismos como de entornos?

¿Cuáles son las unidades evolutivas que constituyen el paisaje adaptativo de los ecosistemas en las que los holobiontes y las comunidades de holobiontes serán seleccionadas?

En conformidad a las constricciones filogenéticas y geográficas de los organismos, los flujos de energía distribuyen las poblaciones naturales y estructuran las comunidades biológicas, pero ¿cuál es la contribución de las comunidades y poblaciones naturales en la distribución y la capacidad de las actividades biológicas para seleccionar y modificar las condiciones de ambientes biológicos mediante el metabolismo, el comportamiento y ritmos de interacción simbiótica y fenológica?

La formulación de estas preguntas es posible gracias a marcos conceptuales innovadores que han revelado imperativos evolutivos y ecológicos (*vid.* 1.2.2) con los

cuales se ha modificado nuestro entendimiento sobre la individualidad biológica y la causalidad evolutiva: 1) ecología microbiana, 2) simbiosis, simbiogénesis y teoría holobionte, 3) construcción y herencia de nichos, 4) fenología (*vid.* Tabla A).

Estas conceptualizaciones han expandido la agenda ecológica de la evolución y las nuevas preguntas planteadas –con relación al adaptacionismo– dibujan un nuevo modelo para la individualidad biológica, filosófica y evolutivamente significativa (Gilbert & Tauber 2016) mediante el cual podremos atender a una pluralidad de causas en evolución.

En *primer lugar* la *ecología microbiana* ha propuesto que las comunidades de microorganismos participan activamente en los ciclos biogeoquímicos de los elementos. Las comunidades de microorganismos convierten los materiales del entorno en nutrientes o elementos biodisponibles. Los microorganismos operan sobre los restos de los organismos y facilitan la incorporación de los elementos orgánicos en los ciclos geoquímicos. Las interacciones entre plantas, animales y biomas –como el suelo, las masas de agua y la atmósfera– están mediadas por comunidades de microorganismos que facilitan la organización de los ecosistemas. La existencia de plantas y animales solo es posible en la medida que los microorganismos dinamicen los ciclos de los elementos que organismos pluricelulares requieren del medio para poder realizar sus funciones biológicas. Desde una perspectiva sinecológica las comunidades de microorganismos constituyen una interfaz entre los elementos abióticos y las “estrategias de desarrollo de los ecosistemas” (Loreau 1998; Odum 2014; Fath *et al.* 2004; Ludovisi *et al.* 2005).

En *segundo lugar* la simbiogénesis y la teoría holobionte han promovido un cambio radical e inevitable para la noción de individuos biológicos y unidades de selección. La *simbiogénesis* ha propuesto que el aumento de la complejidad biológica es un asunto que concierne, en gran medida, a las relaciones simbióticas. Los más hitos relevantes para la evolución de la vida –el origen de células eucariotas y el origen de la organización pluricelular– han sido posibles mediante el establecimiento de profundas relaciones simbióticas. Estas relaciones han sido tanto *endo-* simbióticas (en el caso de las células eucariotas) como *exo-* simbióticas o mixtas (en el caso de los organismos pluricelulares). La simbiosis se postula como una fuente de innovación evolutiva ubicua en todos los organismos (Margulis & Fester 1991) proporcionando rasgos evolutivos recíprocos entre el hospedador y su simbiote. Tanto las plantas y animales como la totalidad de cada una de sus células son el producto evolutivo de relaciones simbióticas establecidas a lo largo

de la historia evolutiva. A partir de la universalidad de las relaciones simbióticas y la importancia crucial de los microorganismos para constituir y propiciar otros niveles de organización; la *teoría holobionte* ha propuesto que todo organismo multicelular –toda planta o animal– es en realidad una comunidad biológica. Todos los organismos multicelulares son un ensamblaje de comunidades de microorganismos (microbiota) que interactúan simbióticamente con las células y tejidos de su hospedador macroscópico (macrobio). En plantas y animales las comunidades de virus, arqueas, bacterias, hongos y protozoarios –que habitan en cada uno de sus órganos– modulan las funciones del hospedador. En semejanza a las comunidades de microorganismos que participan de la distribución y recambio de los elementos y nutrientes en el ecosistema; las microbiotas de los hospedadores participan en una amplia diversidad de procesos biológicos constitutivos de su entorno viviente. Plantas y animales son ecosistemas para sus microbiotas. Esta unidad biológica de ecosistemas pluricelulares y comunidades de microorganismos es llamada holobionte: una unidad que ha “moldeado dramáticamente el pensamiento sobre la ecología microbiana”<sup>55</sup>. Desde la perspectiva sinicológica una representación de la individualidad biológica ha de reconocer que las funciones celulares y tisulares en organismos pluricelulares *han sido* –filogenéticamente– y *son* –sinicológicamente– constituidas por interacciones simbióticas entre comunidades de microorganismos, plantas y animales. La definición del límite *espacio-* temporal entre un organismo, sus simbioses y los contornos de aquel, no son definibles como el punto de inflexión donde empieza la planta o el animal y ha dejado de persistir el medio microbiológico.

En tercer lugar la construcción y herencia de nichos destaca la construcción biológica de la evolución. Los organismos no se adaptan a un entorno que los presiona selectivamente, sino que los organismos –en un amplio espectro de actividades biológicas– modifican los entornos y los adaptan a ellos. Los organismos constantemente definen las presiones de selección a las cuales serán sometidos. La evolución de los organismos es un proceso recíproco con el medio ambiente llevado a cabo mediante una segunda *flecha causal evolutiva* o construcción de nicho (Odling-Smee 1988) que modifica la primera vía causal de las presiones de selección.

---

<sup>55</sup> “The Rhizobium-legume interaction is another system involving one microbial species and its host that has dramatically shaped thinking about microbial ecology. Members of the Rhizobiaceae family infect the roots of their leguminous hosts and induce the formation of an organ, known as a nodule, in which the bacteria fix nitrogen. Both the bacteria and the plant host produce signals that are interpreted by the other partner, leading to initiation of a new developmental.” Handelsman *et al.* 2005:147

Esta teoría solo puede tener relevancia en la medida que postula canales paralelos a la herencia genética y define que la construcción de nichos tiene un amplio alcance debido a que los organismos –además de genes– heredan una variedad de contenidos materiales, semánticos o culturales. La construcción de nichos persiste como un agente causal recíproco a las presiones de selección pues compromete ya no solo a las comunidades de descendencia, sino ante todo, a los *coexistentes y descendientes ecológicos* de los organismos que efectúan la modificación del entorno. Existe una continuidad y reciprocidad causal entre organismos y entornos mediante actividades de construcción y herencia de nichos que no es fácil encajar con nociones clásicas de individualidad. Desde una perspectiva sinecológica (y de acuerdo con la teoría de construcción y herencia de nichos), una representación de la individualidad biológica ha de reconocer que los holobiontes y las comunidades de microorganismos modifican y heredan sus entornos. La modificación y herencia no solo implica una actividad de diseño del medio fisicoquímico ejecutada por un individuo darwiniano (*p. ej.* el castor construyendo su represa). Implica además, *por una parte*, que dicha construcción es heredada por toda la comunidad y por las comunidades descendientes afectando en ello al conjunto de presiones selectivas. *Por otra parte*, los simbiotes construyen un nicho viviente sobre el que también desarrollan procesos evolutivos. La definición del límite *espacio-* temporal entre un organismo, sus simbiotes y los contornos de aquel, no son definibles como el punto de inflexión en el que termina el holobionte y empiezan los nichos adaptativos en tanto que un conjunto de presiones impuestas externamente.

En cuarto lugar la *fenología* estudia la sincronización entre ciclos biológicos, ciclos biogeoquímicos y los periodos de variación meteorológica o climática consecuencia de los movimientos terrestres. La fenología se centra en distintas unidades de estudio, desde especies a ecosistemas. Dado el carácter temporal de la dimensión fenológica, la unidad de comparación suele ser el año solar y los ciclos biológicos que se encuentran en fase con el periodo anual. Aunque son biológicamente igual de relevantes periodos *infra-* anuales como los días y los ciclos de marea. Desarrollando análisis intensivos sobre áreas pequeñas la fenología puede describir “todos” los *fenó-* estados (estados que se reiteran en un ciclo fenológico) del sistema en cuestión, por ejemplo, estudiando el desarrollo anual de una planta en determinado ecosistema. O bien, el estudio fenológico puede realizar comparaciones interregionales atendiendo solo a los *fenó-* estados más relevantes (Leith 1974; Aitken 1974), por ejemplo, estudiando la migración estacional de distintas

poblaciones de aves. La fenología tiene una larga historia que se remonta al origen de la cultura agrícola. La primera evidencia de un registro fenológico se remonta hasta hace 1700 años *a.e.c* (Kramer 1963). No obstante, en un sentido biológico la fenología es una ciencia relativamente nueva cuyo planteamiento ha resultado valioso al poner en comunicación distintas disciplinas científicas. Climatología, *bio-* meteorología, ecología y biología evolutiva son ciencias que se integran en la perspectiva fenológica ofreciendo metodologías y resultados empíricos relevantes (Schwartz 2003; Hudson & Keatley 2010).

Desde una perspectiva sinecológica una representación de la individualidad biológica ha de tener en consideración las estructuras fenológicas de las comunidades en virtud de las cuales se expresan ritmos de interacción evolutiva y ecológica. Estos ritmos son la manifestación de acuerdos simbióticos entre comunidades de holobiontes y microorganismos. Es necesario considerar la fenología de modo tal que nos permita establecer relaciones evolutivas entre ciclos fenológicos en un contexto dominado por profundas y ubicuas relaciones simbióticas. La definición del límite *espacio-* temporal entre un organismo, sus simbioses y los contornos de aquel, no están siendo completamente definidos por sus fenofases (o *fenos-* estados), si no se consideran las interacciones fenológicas entre comunidades que dan lugar a patrones de interferencia entre ciclos biológicos, ciclos biogeoquímicos y ciclos ambientales. *La individualidad de un ciclo biológico es la expresión resultante de los compromisos simbióticos que acuerda.*

En su conjunto estas cinco disciplinas ecoevolutivas han “reformulado” los marcos conceptuales estandarizados de la evolución. Lo han hecho claramente en cuanto a dos nociones fundamentales: *a)* la noción de individualidad orgánica, y *b)* la noción de causalidad evolutiva. Los organismos son comunidades y en tanto que tales participan de la dinámica adaptativa modificando un entorno que es en todos los casos el ambiente organizado en el cual coexisten. Atendiendo a estos dos aspectos fundamentales señalo, *por una parte*, que la ecología microbiana, la simbiogénesis y teoría holobiontes son fundamentos conceptuales de una nueva *representación de la individualidad biológica* debido a que las relaciones simbióticas entre organismos unicelulares y pluricelulares han redefinido nuestra concepción estándar de unidad evolutiva. *Por otra parte*, tomo a la teoría de construcción y herencia de nichos y la fenología como fundamentos *conceptuales de una representación construccional del nicho sinecológico* (*vid.* 2.1.3) debido a que las relaciones causales recíprocas entre organismos y entorno han redefinido la concepción

estándar de adaptación y selección natural. Así, estas dos representaciones se denominan respectivamente:

- a) Representación Ecológico-Evolutiva de la Individualidad Sinecológica.
- b) Representación Construccional del Nicho Sinecológico.

Ambas pueden entenderse como un subconjunto de agendas que en interacción constituyen la Representación Sinecológica de la Teoría Evolutiva –fundamento del Programa de Investigación Sinecológico-Evolutivo–.

	Marco conceptual	Investigación	Relación fundamental	Estudios originales	Programa de investigación Sinicológico-Evolutivo	
1	<b>Ecología microbiana</b>	Estudia la estructura bio-fisicoquímica de relaciones entre organismos (eucariotas, arqueas, bacterias, virus) y las masas atmosféricas, hidrosféricas, litosféricas y biosféricas.	Dinámica bio- fisicoquímica entre el entorno fisicoquímico y las comunidades de microorganismos.	Winogradsky 1949, 1952; Brock 1966; Olsen <i>et al.</i> 1986; Pace <i>et al.</i> 1986.	Representación Ecológico-Evolutiva de la Individualidad Sinicológica	Representación Sinicológica de la Teoría Evolutiva
	<b>a) Simbiogénesis</b>	Estudia la estructura evolutiva de las relaciones entre organismos íntimamente asociados cuyos pactos recíprocos posibilitan la coexistencia y la producción de innovaciones biológicas.	Dinámica evolutiva entre microorganismos cuya relación funcional los convierte en una unidad para la selección natural.	Frank 1889, 1894, 2005; de Bary 1879; Schimper 1883; Mereschkowski 1909; Wallin 1922; Margulis 1967, 1981, 1993; Margulis & Fester 1991; Zilber-Rosenberg & Rosenberg 2008; Theis <i>et al.</i> 2016.		
2	<b>b) Teoría holobionte</b>	Estudia la unidad estructural ecológica y evolutiva de las relaciones entre comunidades de microorganismos simbiotes (eucarioma, microbioma y viroma) y los tejidos y órganos de un hospedador pluricelular macrobionte.	Dinámica evolutiva entre comunidades de simbiotes microbianos y hospedadores, en virtud de la cual la totalidad de la estructura actúa como unidad ecológica y evolutiva.	Meyer-Abich 1943, 1950; Margulis 1991; Rohwer <i>et al.</i> 2002; Knowlton & Rohwer 2003; Stat <i>et al.</i> 2002; Zilber-Rosenberg & Rosenberg 2008; Bordenstein & Theis 2015; Theis <i>et al.</i> 2016.		
3	<b>Construcción y Herencia de nichos</b>	Estudia la estructura dinámica que vincula recíprocamente el paisaje adaptativo de los nichos ecológicos y las actividades orgánicas que los modifican con consecuencias directas e indirectas sobre la evolución de los descendientes y los coexistentes ecológicos de los organismos que ejecutan tales actividades.	Dinámica ecológica y evolutiva entre organismos y sus entornos, en virtud de la cual los organismos se adaptan a los entornos que construyen.	Waddington 1959; Lewontin 1983; Odling-Smee 1988; Odling-Smee <i>et al.</i> 2003; Laland & Sterelny 2006; Laland <i>et al.</i> 2015; Odling-Smee <i>et al.</i> 2007.	Representación Construccional del Nicho Sinicológico	
	4	<b>Fenología</b>	La estructura dinámica que vincula recíprocamente el paisaje temporal geológico (ciclos estacionales, diurnos y ciclos de marea) con los ciclos bio-fisicoquímicos (ciclo de los elementos y nutrientes) y los ciclos vitales (ontogenias, ciclos fisiológicos, metabólicos, etológicos y culturales).	Dinámica ecológica y evolutiva entre ciclos naturales bio- geo- químicos y ciclos biológicos.	Linne 1751; Quetelet 1841, 1843; Morren 1849, 1851, 1853; Lynn 1910; Arakawa 1955, 1956; Leith 1974; Egerton 1977; Schwartz 2003; Parmesan 2007.	Representación Construccional del Nicho Sinicológico

**Tabla A.-** Marcos conceptuales no integrados el *Programa de Investigación Estándar de la Biología Evolutiva* y la relación de estos con el programa de investigación aquí propuesto. La estructura del Programa de Investigación Sinicológico Evolutivo se fundamenta sobre una representación sinicológica de la individualidad biológica (Representación Ecológico-Evolutiva de la individualidad Sinicológica) y una representación sinicológica del construccionismo de nichos (Representación Construccional del Nicho Sinicológico).

### 1.3.1.1 Representación Ecológico-Evolutiva de la Individualidad Sinecológica (REEIS)

La representación o modelo de la individualidad biológica expresada en términos de organismos, poblaciones y genes empieza a perder vigor e incluso a carecer de sentido general. Según se ha visto los organismos son comunidades microbianas en interacción simbiótica con un hospedador pluricelular cuyas células, así mismo, son el producto de una evolución *endo-* simbiótica. Por su parte, los holobiontes coexisten junto a otros anidados en una matriz microbiológica cuya ecología permite la incorporación en el sistema de flujos de energía que *bio-* transforman los elementos inertes del entorno fisicoquímico. Las comunidades construyen su ambiente mediante actividades que son el resultado de acuerdos simbióticos y fenológicos, produciendo entornos heredables que condicionan a todos los coexistentes en su metabolismo, desarrollo, ecología y evolución. Debido a ello, y conforme con la Representación Ecológico-Evolutiva de la Individualidad Sinecológica (REEIS), las unidades de análisis son las **comunidades biológicas**. En consecuencia, la **sinecología** resulta útil para perfeccionarnos en el conocimiento de aspectos evolutivos de la ecología de comunidades. Aquí se aplican estos 4 marcos conceptuales para definir una representación evolutiva de la individualidad biológica que facilite la definición de una nueva unidad de análisis: el **metaholobionte sinecológico**. Esta unidad no representa a un nivel de selección ni se trata de una entidad que por sí misma constituye niveles biológicos superiores como ecosistemas o la biosfera. Esta unidad es un sistema en el que al desarrollarse los procesos evolutivos y ecológicos se estructuran, sobre la misma actividad del sistema, tanto los paisajes adaptativos como los paisajes simbióticos y fenológicos. El metaholobionte sinecológico actúa como un campo conceptual que nos permite afrontar el hecho evolutivo sin descuidar la totalidad de las causas y las contribuciones biológicas por medio de las cuales se estructuran las comunidades biológicas anidadas sobre arreglos funcionales y ritmos de ejecución.

Seleccionar y conceptualizar una unidad de análisis determina los alcances de una investigación. Esta es una condición crucial relacionada con la agenda de cuestiones y problemas abiertos aquí presentada. En ella se ha aceptado un compromiso evolutivo con los aspectos funcionales y temporales de la ecología de las comunidades, por lo que se ha definido los límites de aquello que se considera en la investigación como fundamental o prescindible. Las unidades de análisis –en virtud de lo dicho– pueden destacar o hacer

invisibles ciertos aspectos en función de los intereses de una investigación (Säljö 2009; Hutchins 2010). Las unidades de análisis se entienden como “los objetivos o procesos fundamentales que se describen e interpretan en la investigación”<sup>56</sup> (Wertsch 1995; Ritella *et al.* 2020). Ecología y evolución no pueden acceder al mismo nivel en los procesos biológicos cuando explicitan diferentes tipos de causas y refieren a diferentes procesos. La evolución adaptativa se refiere a causas típicamente distales que configuran linajes y causas próximas que estructuran poblaciones y producen rasgos adaptativos individuales. En cambio, la sinecología atiende a *causas recíprocas no lineales* que obedecen a la interacción biológica comunitaria. Es en función de estas causas sinecológicas que el paisaje adaptativo se construye a nivel de comunidades cuando estas modifican sus paisajes simbióticos y fenológicos. Los aspectos evolutivamente más relevantes de la ecología microbiana, la simbiogénesis, la teoría holobionte, la construcción y herencia de nichos y la fenología atañen a relaciones biológicas *multi-* nivel. Se trata de una coexistencia continua y activa mediante *causas recíprocas intermedias* (no distales ni próximas) entre comunidades y entornos biológicos. No puede pretenderse que unidades ecológicas como las comunidades biológicas se expresen en unidades adaptativas sin un “factor de conversión” impuesto por la representación estándar.

Se propone aquí que el metaholobionte sinecológico es la unidad de análisis según la cual podremos alcanzar un entendimiento efectivamente ecológico de aspectos evolutivos que implican a las comunidades biológicas. No se trata de transcribir al adaptacionismo en términos de comunidades microbianas simbiotes, holobiontes o *meta-* organismos. Tal traducción –según se ha insistido– dejaría intacta la relación recíproca<sup>57</sup> entre aspectos ecológicos y aspectos adaptativos. Se trata, por el contrario, de desarticular estos conceptos sinecológicos, a la vez que evolutivos (simbionte, holobionte, etc.), de la mayoría de los conceptos adaptativos que se apoyan en una noción específica de individualidad biológica o identidad genética (gen, genoma, organismo, población o especie). No podemos mantener un mismo marco teórico cuando cambiamos radicalmente de concepción de individualidad, de continuidad o de persistencia biológica si lo que pretendemos es emprender nuevas investigaciones teniendo como objetivo el desarrollo de nuestras

---

<sup>56</sup> “Selecting and conceptualizing the unit of analysis is a crucial step for research because it defines the boundaries between what is considered or ignored by the research, making some things visible and others impossible to see. Units of analysis are usually intended as the fundamental objects or processes to be described and interpreted in research.” Ritella *et al.* 2020:1

<sup>57</sup> En la cual se quiere enfatizar al teorizar sobre la construcción de nichos sinecológicos.

agendas de preguntas. No significa que ambos marcos no puedan coexistir. Significa, que ambos marcos no deben configurar un mosaico de fundamentos teóricos dispares a fuerza de pretender sintetizarlos o extenderlos. Ambos tipos de individualidad biológica –la individualidad adaptativa y la individualidad sinecológica– han de atenerse a sus respectivas agendas si con ello pretenden generar representaciones más completas de los problemas evolutivos a los cuales se enfrentan.

Dado que el planeta Tierra es una matriz microbiana, y en términos evolutivos esta matriz es ubicua y perpetua (Gould 1994), cualquier transición macroevolutiva ha tenido que estar condicionada por ella. El *árbol de la vida* (O'Malley *et al.* 2010) ha sido construido durante periodos geológicos. Como cualquier árbol del planeta (Berg 2016), el árbol de la vida es construido en periodos ecológicos y climáticos mediante interacciones simbióticas (Corinne *et al.* 2021). La transición evolutiva hacia la individualidad de los organismos pluricelulares o “darwinianos” (Godfrey-Smith 2009; Lewontin 1970), por ejemplo, tuvo que haber estado mediada por relaciones microbianas que conformaron un modo de individualidad estable; pero la individualidad de las entidades multicelulares presupone necesariamente la matriz microbiológica y sinecológica que, fundamentando la individualidad del pluricelular, coevoluciona junto a ellos.

La individualidad de organismos del tipo pluricelulares ha evolucionado mediante una transición evolutiva fundamental en la historia de la vida (Maynard Smith & Szathmáry 1995). No obstante, esta es la otra cara de una moneda menos bruñida por el otro lado: la persistencia de una matriz evolutiva compuesta por comunidades biológicas en relación con otras comunidades biológicas. No hay manera de entregarnos a la cuestión de la individualidad sin considerar paralelamente la cuestión de la construcción de nichos, pues en un sentido mucho más preciso –según definiendo– las actividades de construcción desembocan en la construcción de la individualidad sinecológica.

Siendo todos los organismos holobiontes no es de sorprender que existan convergencias fundamentales que operan de modo general sobre este modo de organización comunitaria. “El árbol de la vida resplandece con ejemplos de evolución convergente” (Heyduk *et al.* 2019). Plantas y animales, por ejemplo, cuentan con órganos especializados en la absorción de nutrientes. Estos órganos evolucionaron independientemente hace 500 millones de años (Morris *et al.* 2018), pero convergen en una misma función que se posibilita mediante un mismo procedimiento: *la simbiosis con*

*microrganismos*. El intestino de los vertebrados y las raíces de las plantas han desarrollado esta función albergando a una comunidad específica de microorganismos (bacterias, arqueas, hongos, oomicetos y virus) que amplían el repertorio metabólico de los hospedadores animales y vegetales (Hacquard *et al.* 2015). En las raíces de las plantas la microbiota aumenta la biodisponibilidad de nutrientes del suelo (Bulgarelli *et al.* 2013) y permite tolerar el estrés inducido por patógenos edáficos (que viven el suelo) transmitidos (Mendes *et al.* 2011). La microbiota de las raíces también puede afectar la plasticidad de la floración (Panke-Buisse *et al.* 2015; Wagner *et al.* 2014). La microbiota intestinal, igualmente, aporta nutrientes y energía mediante la fermentación de polisacáridos no digeribles en el colon (Martins dos Santos *et al.* 2010, Tremaroli & Bäckhed 2012). La microbiota intestinal proporciona vitaminas esenciales; modula la capacidad de absorción del epitelio intestinal y excluye a organismos patógenos oportunistas (Kamada *et al.* 2013). En definitiva, estas convergencias evolutivas se han consolidado por la participación de múltiples comunidades anidadas y no son la consecuencia meramente adaptativa de individuos o clados singulares. Desde la perspectiva sinecológica, la individualidad de los organismos coevoluciona con la matriz microbiana en la que todos los organismos se encuentran inmersos.

### 1.3.1.2 Representación Construccional del Nicho Sinecológico (RCNS)

Si los holobiontes evolucionan o no como una unidad darwiniana es un asunto en debate (Gilbert *et al.* 2012; Groussin *et al.* 2017; Bordenstein & Theis 2015; Skillings 2016). Desde la Representación Ecológico-Evolutiva de la Individualidad Sinecológica se considera importante reconocer que existen múltiples niveles para la selección, así como múltiples **niveles de construcción** de nichos. Sugiero que el asunto de las unidades de evolución no puede estudiarse aislado del asunto de las unidades de construcción de nichos. Las unidades de selección –en el caso de los organismos holobióticos– son el nicho construido de la comunidad de sus simbioses. Más adelante (*vid.* Cap. 2 y Cap. 3) se irá definiendo a los organismos holobióticos como un nicho construido por las comunidades simbióticas. Los organismos son nichos construidos en escala sinecológica. Tanto las comunidades de la microbiota como las de los holobiontes que coexisten con un organismo pluricelular contribuyen y han contribuido a que el holobionte en cuestión exprese un conjunto de simbiologías y fenologías específicas que le permiten coexistir como el organismo que es.

La dinámica ecológica de los niveles de construcción contribuye a definir los niveles de selección. Las comunidades de simbioses construyen sus nichos en los tejidos de su hospedador. Mientras le proporcionan funciones y ritmos, que de otro modo el hospedador no podría expresar, las comunidades simbióticas modifican las presiones de selección a las cuales están sometidas. Son seleccionadas como comunidades porque como tales modifican su entorno. El holobionte expresa, a su vez, funciones sinecológicas y junto a su comunidad contribuye al diseño de los nichos en el que será seleccionado junto con sus **coexistentes ecológicos** y **descendientes ecológicos**. Aquí también la selección opera sobre las mismas unidades de construcción de nichos, las comunidades. Todos los niveles de interacción evolutiva son sinecológicos: las comunidades de microorganismos, los holobiontes, las comunidades de holobiontes, el metaholobionte sinecológico.

En consecuencia, la individualidad puede conceptualizarse en términos sinecológicos y no debe necesariamente definirse por los límites de una unidad darwiniana de selección. Los procesos que persisten y se expresan modificando las presiones de selección natural son funciones y ritmos de interacción por los cuales los individuos coexisten formando parte de comunidades. El aspecto sinecológicamente relevante no consiste en definir unidades de selección y proponer que una de estas unidades es el holobionte. El aspecto

relevante consiste en entender cuál es la unidad de organización cuyas actividades contribuyen a diseñar los entornos adaptativos. Esa unidad es la comunidad, ya sea la comunidad de microorganismos ambientales, holobiontes, comunidades de holobiontes o metaholobiontes sinecológicos como selvas tropicales y arrecifes de coral. Los holobiontes son sinecológicamente análogos a las comunidades biológicas. Un mecanismo de producción de variabilidad biológica no meramente genética, sino además funcional, es la construcción de nichos sinecológicos y nichos temporales, es decir, nichos compartidos por comunidades mediante el desarrollo de arreglos funcionales y ritmos de interacción. La *representación construccional* será tratada más adelante (*vid.* 2.1.3). Por el momento aquí formularé cuatro postulados que resumen esta perspectiva:

**P1.-** Todo organismo pluricelular se ha constituido como un *holobionte* (comunidad de microbiota y comunidad de células o tejidos del hospedador). En el holobionte los acuerdos y ritmos simbióticos –orquestados por su microbiota– se modifican ofreciendo una fuente de variabilidad para la selección natural. Por lo tanto, *el nivel de construcción* (microbiota) contribuye a ofrecer variabilidad simbiótica y fenológica en el *nivel de selección* (holobionte).

Por ejemplo, la síntesis de neurotransmisores en ciertos animales depende de la actividad metabólica de su microbiota. Una variación en la diversidad, ubicación o sucesión de las comunidades de microorganismos puede modificar su propia aptitud y la aptitud de los organismos hospedadores.

**P2.-** Toda comunidad biológica se ha constituido como un *metaholobionte* sinecológico (comunidad de holobiontes y la matriz microbiana que modifica el entorno físicoquímico). En el metaholobionte sinecológico los acuerdos y ritmos simbióticos –orquestados por la comunidad de holobiontes– se modifican ofreciendo una fuente de variabilidad para la selección natural. Por lo tanto, *el nivel de construcción* (comunidad de holobiontes) contribuye a ofrecer variabilidad simbiótica y fenológica en el *nivel de selección* (metaholobionte sinecológico).

Por ejemplo, el flujo de los nutrientes en los arrecifes de coral depende del mantenimiento de los acuerdos simbióticos y fenológicos de la comunidad de organismos que habitan en formaciones coralinas (*cf.* Assis *et al.* 2020). Una variación en la diversidad,

ubicación o sucesión de la comunidad de organismos puede modificar su propia aptitud y la aptitud de los hospedadores.

**P3.-** Las comunidades de simbioses construyen *con* y *en* su hospedador *nichos holobióticos* que coinciden con “ambientes vivos” como tejidos y órganos.

Por ejemplo, el sistema radical y el intestino de los animales son nichos holobióticos. Estos nichos se construyen en el holobionte por una comunidad de simbioses y coinciden con órganos de su hospedador respectivo (la planta o el animal).

**P4.-** Las comunidades de holobiontes construyen *con* y *en* su ambiente –regulados por comunidades de microorganismos– *nichos sinecológicos metaholobióticos* que coinciden con “ambientes vivos” como *holobiocenosis* (*vid.* 1.3.2) y ecosistemas.

Por ejemplo, un arrecife de coral o una selva tropical son nichos sinecológicos metaholobióticos. Estos se construyen en el metaholobionte sinecológico y coinciden con un ambiente organizado (la holobiocenosis).

### 1.3.2 Holobiocenosis

Los procesos evolutivos se constituyen en su ámbito de desarrollo, el ecosistema. La ecología es el estudio biológico de los ecosistemas (Margalef 1998), los cuales pueden entenderse como sistemas biológicos constituidos por dos elementos generales: *a)* las comunidades de organismos, y *b)* el espacio delimitado en el que los organismos coexisten. El primer elemento se define como la **biocenosis** (Gr. βιο *vida*; κοινός *común*; Möbius 1877); el segundo elemento como el **biotopo** (Gr. τόπος *lugar*; Dahl 1908) o **ecotopo** (Gr. οἶκος *casa*; τόπος *lugar*; Tansley 1935).

El término biocenosis fue acuñado en 1877 por el zoólogo Karl August Möbius. Sus investigaciones en invertebrados marinos le llevaron al descubrimiento de relaciones simbióticas y a la descripción de que la coexistencia y persistencia de los organismos implica necesariamente la interdependencia como parte de una “comunidad viviente” o biocenosis (Keller & Golley 2000). Möbius fue el primero en reconocer que un sistema ecológico debe tomarse como un todo. Su teoría de la biocenosis se estableció como la base de la ecología general (Bosch & Miller 2016). Möbius subrayaba así la necesidad de centrar la atención no en el individuo, sino en el conjunto interdependiente de organismos de distintas especies que comparten un hábitat. El término biotopo, por su parte, fue acuñado por Karl Friedrich Dahl en 1908 como una adición complementaria al concepto de biocenosis que describía el componente abiótico de esta. La noción del ecosistema como la suma de la biocenosis más el biotopo fue aceptado desde entonces –al menos en la literatura ecológica continental<sup>58</sup> (Olenin & Ducrottoy 2006)–.

Los fundamentos conceptuales de la ecología se desarrollaron independientemente en distintos campos biológicos antes que esta disciplina se consolidase (McIntosh 1985; Jax & Schwarz 2011). Debido a esto existen una serie de divisiones *sub-* disciplinares que en algunos casos resulta difícil de entender. En términos generales cada una de estas divisiones adopta la perspectiva ecológica de: *a)* un reino biológico: *plantas, animales o microorganismos*; *b)* un biotopo: *terrestre, marino o dulceacuícola*; *c)* una unidad concreta

---

<sup>58</sup> Otra interpretación más reciente aparece en Reino Unido para clasificar hábitats marinos y consiste en definir el biotopo como la sumatoria del hábitat más la comunidad biológica.

de análisis ecológico: *individuo, población o comunidad* (Odum & Barrett 1971); o *d*) un conjunto de relaciones ecoevolutivas: *poblacionales o comunitarias*.

Cada una de estas *sub-* disciplinas ecológicas pueden solaparse de acuerdo con su objeto de estudio, o con la agenda de cuestiones relevantes que guía su investigación. Es consensuado el origen “polifilético” de la ecología (McIntosh 1985; van der Valk 2011). Una distinción fundamental en ecología define, *por una parte*, la “ecología de organismos individuales y poblaciones”, y *por otra*, la “ecología de comunidades”. La *autoecología* (ecología adaptativa) puede prescindir del concepto de biocenosis y centrar su investigación en poblaciones concretas de organismos (*demoecología*), o en los factores ambientales fisicoquímicos de los ecosistemas (*mesoecología*). Ambas *sub-* disciplinas estudian las relaciones ecológicas de organismos individuales y poblaciones con su paisaje adaptativo (Walter & Hengeveld 2014). La otra rama del estudio ecológico se encarga de las biocenosis o comunidades biológicas. Esta rama ha sido nombrada de varios modos: *biocenología, biocenótica* o *simbiología* (Gams 1918), *biosociología* (Du Rietz 1921) o *sinecología*<sup>59</sup> (Schröter 1902).

Carl Schröter y Oskar Kirchner en 1902 distinguieron entre la *autecología* y la *sinecología*. La *sinecología* se ocupa del estudio integral de la biocenosis o comunidades biológicas en cualquiera de los aspectos descriptivos<sup>60</sup> (*sinecología descriptiva*), o en cualquiera de los aspectos funcionales<sup>61</sup> (*sinecología funcional*). La *autoecología* ha sido la perspectiva dominante para el estudio en poblaciones holobiontes y microbianas. Identificando rasgos y biomarcadores en poblaciones de plantas, animales y microorganismos se han podido definir interacciones ecológicas, nichos tróficos, módulos en la estructuración de redes ecológicas y metabólicas, así como mecanismos de regulación. Sin embargo, el metabolismo, el crecimiento y la robustez de las poblaciones de plantas, animales y microorganismos difieren significativamente cuando se analizan dentro de una perspectiva *sinecológica* dado que los organismos *son y viven dentro de* consorcios dinámicos caracterizados por intrincadas redes de interacciones *intra-* e *inter-* poblacionales (Stenuit & Agathos 2015; Bartomeus *et al.* 2021).

---

<sup>59</sup> Dada la similitud de estos tres términos en cuanto a sus definiciones, los consideré aquí como sinónimos.

<sup>60</sup> Como la composición específica de las comunidades, la abundancia, frecuencia, constancia y distribución de los organismos en un medio ambiente determinado.

<sup>61</sup> Como relaciones evolutivas, estudios dinámicos del flujo de materia y energía entre los diversos constituyentes del ecosistema.

En las comunidades biológicas, los holobiontes representan “nodos” en una red simbiótica de interacciones coevolutivas (Gilbert *et al.* 2012). He definido a estos como “***nodos holobiónticos***”. Estos representan la reiteración periódica de compromisos simbióticos activos. Tomaré la definición clásica de biocenosis como *comunidades biológicas interdependientes* y la actualizaré para incluir en esta los conceptos de simbiosis, holobionte, metaholobionte; construcción y herencia de nichos; plasticidad fenotípica y fenología. De este modo, redefiniré la biocenosis como ***holobiocenosis*** (Gr. ὅλος *totalidad*; βίο *vida*; κοινός *común*). La holobiocenosis es la estructura sinecológica en la cual se desarrollan procesos evolutivos sin la distinción clásica de biocenosis y biotopo. Esta reconceptualización sugerida es necesaria debido a que los organismos que conforman las comunidades biológicas son ellos mismos comunidades u holobiontes recíprocamente coexistentes que: *a) perviven* en una matriz microbiológica que *bio-* produce entornos, a la vez que; *b) modifican* y *heredan* entornos biológicamente modificados según pautas simbióticas y temporales recíprocas; y *c) son ellos mismos* en muchos casos *el hábitat viviente de otros holobiontes* sin que sea posible distinguir entre comunidades de organismos y hábitats. Así, *el concepto de holobiocenosis define una coincidencia entre unidades ecológicas (biocenosis) y unidades evolutivas (holobiontes) en un nivel de organización donde los seres vivos coexisten y coevolucionan*. La holobiocenosis no se agota en su sentido estructural como un nivel superior o más general en la organización jerárquica de la vida. No se trata de un escalón entre los genes y los ecosistemas. La holobiocenosis introduce un sentido novedoso de causalidad. Las causas en la evolución de entidades individuales como genes, individuos, poblaciones y especies son convergentes a las causas en la evolución de procesos comunitarios como acuerdos funcionales y ritmos ecológicos. Los procesos evolutivos que facilitan la coexistencia en la holobiocenosis son, al mismo tiempo, los procesos ecológicos que promueven la coevolución. Me he referido antes (*vid.* 1.3.1.1) a estas como causas recíprocas intermedias que median actividades de construcción de nicho y a una escala sinecológica y fenológica modifican las presiones de selección.

Por lo tanto, mi propuesta apunta a estudiar la estructura sinecológica de las holobiocenosis. Se concibe la estructura sinecológica como un ***paisaje ecológico-evolutivo***. En este paisaje las comunidades de organismos producen sus entornos simbiotes facilitando la coexistencia cooperativa, coordinada y sincrónica de los procesos que definen las dimensiones funcionales, espaciales y temporales de la holobiocenosis.

### 1.3.3 Metaholobiontes, sistemas sinecológicos y unidades de análisis

Las comunidades biológicas de organismos holobiontes son adecuadas para describir procesos biológicos dependientes de la coexistencia como: filosisimbiosis<sup>62</sup> (Brooks *et al.* 2016; Lim & Bordenstein 2020), simbiosis del desarrollo<sup>63</sup> y plasticidad fenotípica (Gilbert *et al.* 2015; Gilbert 2016; 2020; Hadfield 2021), fenología (Rafferty *et al.* 2015; Hoysted *et al.* 2020; McDaniels *et al.* 2020), construcción de nichos (Chiu & Gilbert 2015; 2020, Borges 2017; Uller & Helanterä 2019), etc. Realmente hay algo valioso en la escala y la perspectiva ecológica (Brown *et al.* 2015) que nos obliga a pensar en nuevos términos la causalidad y la individualidad biológica. El holobionte abarca no solo al hospedador pluricelular y las comunidades de microorganismos simbioses que persisten en este de manera obligada. El holobionte abarca además las comunidades de microorganismos simbioses facultativos<sup>64</sup> y las propiedades emergentes que surgen de estas asociaciones ecológica y evolutivamente significativas (Theis *et al.* 2016). Tanto las biocenosis como sus holobiontes constituyentes están compuestos en varios niveles de organización por microorganismos que remueven los límites (dinámicos) de la individualidad mediante las acciones recíprocas de construcción de nichos compartidos. Las más recientes investigaciones sobre el tema apuntan a que es necesario un enfoque holístico para mejorar la comprensión de las asociaciones huésped-microbio (Vannier *et al.* 2019). Las dos últimas décadas de investigación biológica han colocado simbiosis microbiana como un nexo de muchas *sub-* disciplinas dentro y más allá de la biología (Lim & Bordenstein 2020:1) y la agenda actual de cuestiones abiertas en evolución demandan enfoques holísticos para la identificación de impulsores ecológicos (Bletz *et al.* 2017; Ley *et al.* 2008; Bost *et al.* 2018). Los programas de investigación evolutiva –todos ellos– pueden dialogar debido a la actividad de las comunidades microbiológicas. Además de constituir la realidad biológica, las comunidades microbianas posibilitan, a través de su estudio, el entendimiento y el diálogo entre las distintas agendas evolutivas. Todos los procesos biológicos están dirigidos por actividades simbióticas.

---

<sup>62</sup> Simbiosis cuyo origen puede rastrearse en procesos filogenéticos recíprocos entre dos clados.

<sup>63</sup> Simbiosis cuyo mantenimiento activo implica la modificación de los programas ontogenéticos de los organismos simbioses.

<sup>64</sup> Los simbioses que no dependen estrictamente de una relación simbiótica específica con su huésped.

Desde las primeras comunidades bacterianas de finales del Hádico y principios del Arcaico (Awramik 1992; Dodd *et al.* 2017; Easton 1998) hasta los arrecifes de coral actualmente amenazados por las presiones del Antropoceno (Halpern *et al.* 2008; Hoekstra *et al.* 2004; McGill *et al.* 2015), los microorganismos impregnan todos los ecosistemas del planeta (Dupré & O'Malley 2009). Lo hicieron en el origen cuando eran las únicas formas de vida en la Tierra y lo seguirán haciendo mientras la vida como la conocemos persista en ella (Gould 1994:87). Los microbios son fundamentales debido a que ejecutan la mayoría de los ciclos que posibilitan la organización de la vida. Los microbios generan energía a partir de compuestos químicos y luz (Falkowski *et al.* 2008; Jelen *et al.* 2016). Los microorganismos simbiotes desempeñan un papel fundamental en el metabolismo, el comportamiento, el desarrollo, la adaptación y la evolución de los holobiontes (Rosenberg & Zilber-Rosenberg 2014). No existe un aspecto dinámico que concierna a la evolución y ecología de los organismos que no esté relacionado con bacterias y arqueas. Formamos parte de un mundo fundamentalmente microbiano (Staley *et al.* 1997). Los microorganismos son esa otra mitad, si se me permite la expresión, que evitamos al decir *medio ambiente*. El ambiente íntegro es microbiano y es en virtud de ello que puede ser construido por la actividad biológica.

En este sentido, se dirá que las *biocenosis* y los *holobiontes* están incorporados a una *matriz microbiana* que da cohesión funcional a una estructura sinecológica en la que las relaciones simbióticas son ubicuas y perpetuas. Tal es la estructura sinecológica del sistema biológico en cuestión, a partir del cual, podremos interpretar la construcción de nichos temporales. Es debido a esta complejidad simbiótica que se propone aquí –como punto de partida– describir al sistema sinecológico en tanto que estructura “metaholobionte”. El concepto de “*meta- holobionte*”, según se ha dicho antes (*vid.* 1.1.1), ha sido utilizado para definir “una red de holobiontes que pueden intercambiar biomoléculas y microbiota a través de generaciones impactando en la aptitud de ambas escalas biológicas: holobiontes y *meta- holobiontes*”<sup>65</sup>. Este concepto define un aspecto único de las comunidades clonales vegetales, a saber, la comunicación de biomoléculas y microorganismos de manera recíproca y *trans- generacional* (Stuefer *et al.* 2004; Vannier 2017; Vannier *et al.* 2016, 2018).

---

<sup>65</sup> “A meta-holobiont is a network of holobionts that can exchange biomolecules and microbiota across generations, thus impacting the fitness of both biological scales: holobionts and meta-holobionts. Specifically, metaholobiont dynamics can result in sharing, specialization, and division of labor across plant clonal generations.” Vannier *et al.* 2019:1

Otros sistemas sinicológicos han demostrado que la comunicación es un elemento importante de la organización y sincronización holobiótica. Las bacterias *Vibrio fischeri*, por ejemplo, ingresan y colonizan el órgano de luz de los calamares anfitriones *Euprymna scolopes*. Durante las noches marinas iluminadas por la luna, las bacterias emiten luz y proporcionan al calamar la *contra-*iluminación necesaria para evitar ser detectado por sus presas. La relación es efectivamente adaptativa, sin bioluminiscencia las presas verían la sombra del calamar y no serían sorprendidas en el acto predatorio (McFall-Ngai 2000). La relación es efectivamente simbiótica. A cambio de la luz el calamar ofrece un nicho libre de competencia en el que las bacterias pueden prosperar hasta alcanzar cierta densidad poblacional, la cual es modulada mediante comunicación bioquímica (Rice *et al.* 1999). Estas relaciones ofrecen “principios en el comportamiento microbiano y las interacciones huésped-microbio que parecen ser comunes en todo el mundo microbiológico”<sup>66</sup>. Estos principios (Foster *et al.* 2000; Visick & McFall-Ngai 2000; Visick *et al.* 2000) son fundamentales para el pensamiento sinicológico (McFall-Ngai 2000; Nyholm *et al.* 2000), dado que ilustran la comunicación entre los miembros microbianos de una población simbiote (Buckley 2003) y permiten proyectar los resultados a una comunidad o ensamblaje de las múltiples especies que constituyen a los holobiontes y metaholobiontes.

El concepto de *meta-* holobionte destaca las transferencias activas y pasivas de microorganismos, recursos e información en una red que afectan a la aptitud de holobiontes individuales o a la totalidad del *meta-* holobionte. El metaholobionte construye –mediante sus unidades holobióticas– estructuras físicas que facilitan el intercambio *trans-*generacional, repetido e integrado de comunidades microbianas cerradas entre clones. Estas estructuras vinculan a los holobiontes clónicos y soportan la plasticidad fenotípica de las respuestas en ambos niveles.

Ahora bien, la definición de Metaholobionte que aquí propongo es distinta en varios aspectos a la definición de *meta-* holobionte (*sensu* Vannier *et al.* 2018, 2019). En *primer lugar* el metaholobionte es sinicológico, no clonal. Es decir, que el término metaholobionte se aplica a una comunidad de holobiontes, o biocenosis de holobiontes (holobiocenosis). En términos filogenéticos esta comunidad comprende a organismos cercanamente

---

<sup>66</sup> “A number of outstanding model systems have been established for microbial community study over the last two decades. Each system is suited best to particular investigations. (...). Although they may not immediately inform our understanding of complex communities, they have established broad principles of host-microbe interactions and microbemicrobe interactions that are applicable to multi-species communities.” Handelsman *et al.* 2005:7-8

emparentados (a nivel *intra-* poblacional) y a organismos distantemente emparentados (a nivel *inter-* específico) y no, como es el caso del *meta-* holobionte, solo a comunidades clonales de una planta.

En *segundo lugar* el metaholobionte sinecológico establece relaciones múltiples de herencia y no solo, como es en el caso del *metaholobionte* (*sensu* Vannier *et al.*), herencia de biomoléculas y comunidades bacterianas a través de *canales interclonales* construidos como estructuras que vinculan individuos clonales entre sí y entre generaciones. Los holobiontes intercambian, comunican e inducen modificaciones sobre toda la comunidad particularmente mediante construcción y herencia de nichos. Además de información, materia y energía, en el metaholobionte sinecológico existe una constante participación ecológica de contenidos semánticos y culturales (Jablonka & Lamb 2014; Uller & Helanterä 2019).

En *tercer lugar* el metaholobionte sinecológico genera a un conjunto de relaciones constitutivas simbióticas y fenológicas que no obedecen a los mismos criterios que el *meta-* holobionte (*sensu* Vannier *et al.*). Los *súper-* organismos clonales, que están entre los organismos más extensos y antiguos del planeta –y de los cuales son ejemplo colonias de álamos temblones<sup>67</sup> (*Populus tremuloides*), o el “acebo” real de Tasmania (*Lomatia tasmanica*)–, comprenden un nivel de organización altamente específico que corresponde más bien a un criterio genético y no a un criterio sinecológico. De todos modos el metaholobionte sinecológico, siendo un concepto más amplio, incluiría a los *meta-* holobiontes clonales. Un metaholobionte sinecológico es una unidad ecológica y evolutivamente constituida por una biocenosis de holobiontes más una matriz de microorganismos que impregna todos los intersticios funcionales (holobiocenosis). El metaholobionte sinecológico se estructura no tanto *al ser abarcada por lo más grande* (el ecosistema), *sino* por estar contenida –en virtud de su dinamismo estructural– *en lo más pequeño*<sup>68</sup> (el holobionte). Se trata de llevar al concepto de biocenosis a un segundo grado de complejidad, esto es, al de una comunidad de comunidades biológicas y sumar a ello la estructura microbiológica que dinamiza la interfaz entre los aspectos fisicoquímicos del ambiente y las funciones biológicas (holobiocenosis *vid.* 1.3.2). Mientras que el concepto de biocenosis surge como la contraparte biológica del biotopo, en el metaholobionte

---

<sup>67</sup> Un supraorganismo clonal que abarca 43 hectáreas y está compuesto por más de 47.000 álamos.

<sup>68</sup> Según reza el epitafio de Loyola “*Non coerceri maximo, contineri tamen a minimo*”.

sinicológico no existe una distinción intrínseca real entre medio ambiente y la holobiocenosis.

Los ecosistemas del planeta están *habitados* por metaholobiontes sinicológicos. Estos estarían constituidos orgánicamente por un “nido”<sup>69</sup> de asociaciones ecoevolutivas recíprocas y rítmicas que configuran un sistema dinámico considerado –en tanto que comunidad– una unidad orgánica. Según esta perspectiva, las comunidades biológicas serían *Sistemas Sinicológicos*. Consideraré estos sistemas, *unidades de estudio* para la descripción de la dinámica ecoevolutiva. La elección de unidades de estudio es fundamental para *exponer* e intentar *responder* asuntos problemáticos (Säljö 2009; Hutchins 2010; Ritella *et al.* 2020) surgidos desde otras perspectivas. Los rasgos conspicuos para una descripción científica que usa una unidad de análisis determinada, pueden ser rasgos que pasan desapercibidos desde la visión de otra unidad de análisis. Las comunidades biológicas –o sistemas sinicológicos– se describen aquí como un conjunto de procesos fundamentales que se interpretan durante la investigación (Wertsch 1995), en tanto que agentes de la construcción de nichos ecológicos compartidos.

La *Teoría de Sistemas Sinicológicos* es un enfoque novedoso que permite analizar, describir y simular la evolución de las interacciones entrelazadas, incluyendo el proceso de entrelazamiento en sí mismo<sup>70</sup> que, en nuestro caso, obedece a actividades de construcción de nicho. Las comunidades biológicas –en tanto que metaholobiontes– persisten como unidades biológicas en las cuales los organismos individuales ejercen de nodos holobiónticos. Los organismos, así mismo, –en tanto que nodos holobiónticos– se encuentran funcional y temporalmente referidos en la totalidad orgánica del metaholobionte. De modo que el Metaholobionte sinicológico es *un sistema sinicológico, ecológica y evolutivamente unitario que comprende un conjunto anidado de procesos funcional y sincrónicamente recíprocos; entre una comunidad de holobiontes y la matriz*

---

<sup>69</sup> Los holobiontes están definidos por la red de asociaciones simbióticas que los constituye. Dado que llevo el concepto de holobionte a un segundo orden, los *meta-* holobiontes estarían constituidos por asociaciones simbióticas entre las redes simbióticas de sus holobiontes. Los conceptos de segundo orden se tornan un tanto difíciles de enunciar, por lo que, para evitar la expresión “red simbiótica de redes simbióticas” definiré la estructura constitutiva de las comunidades biológicas como: un nido de asociaciones simbióticas. En inglés el término resulta más afortunado por cuanto: “holobiont is a *net* of symbiotic associations”; mientras que, “*meta-* holobiont is a *nest* of symbiotic associations between holobionts”.

<sup>70</sup> “Synecological systems theory helps theorists understand, describe, and simulate the evolution of entangled interactions, including the process of entanglement itself. Synecological game theory is the primary tool of synecological systems theory, where the systems in question are envisioned as evolving ecologies of games. Synecological game theory is a new branch of game theoretical analysis that describes how agents are able to solve collective action problems.” Devereaux 2020:14

*microbiana que facilita la construcción biológica del entorno. Los holobiontes u organismos “individuales” son nodos de interacción en el sistema sinecológico que están integrados, sin solución de continuidad, con otros holobiontes y con el entorno biológicamente construido.*

Los holobiontes han evolucionado en relación con sus microorganismos constituyentes. Estos han transformado constantemente no solo la configuración metabólica, fisiológica y embriológica de los holobiontes, sino que han posibilitado en ellos profundas transiciones evolutivas. Recíprocamente, mediante actividades de construcción de nichos, plantas y animales ejercen enormes fuerzas selectivas en las poblaciones microbianas. Las plantas y los animales transforman dramáticamente el entorno físico disponible para la colonización de microorganismos (Bosch & Miller 2016). Los microorganismos han participado de “la construcción” de nichos como el sistema radical de las plantas, o el rumen y el intestino de los vertebrados. Grandes poblaciones de bacterias luminiscentes conforman tejidos complejos glandulares denominados *fotóforos* en peces y moluscos marinos o son parte de su ambiente intracelular (Burtseva *et al.* 2020; McFall-Ngai 2008, 2014). De modo que la construcción de nichos en estos casos coincide con la constitución de órganos complejos.

*Si un órgano es construido como hábitat de una comunidad de organismos, el criterio de homología se ve seriamente afectado, pues si bien los órganos se seleccionan y modifican debido a su aporte adaptativo en la persistencia del organismo, también se seleccionan y modifican mediante construcción de nichos por las actividades recíprocas de huéspedes y hospedadores. Plantas y animales, así mismo, configuran el paisaje adaptativo para los microorganismos. La construcción de nichos por parte de humanos, por ejemplo, ha forzado a los microorganismos a sobrevivir sobre la base de la resistencia de antibióticos (Gheraout & Elboughdiri 2020) y ha inducido la evolución de microorganismos capaces de degradar hidrocarburos (Zettler *et al.* 2013; Bosch & Miller 2016; Cui *et al.* 2020 Amaral-Zettler *et al.* 2020). Las actividades del metaholobionte se miden como productos evolutivos que no coinciden necesariamente con rasgos en entidades evolutivas tradicionales, sino que hacen referencia a propiedades comunitarias.*

La biología debe ser ecológica a la vez que evolutiva, y solo es evolutiva en la medida en que *ya* es ecológica. A consecuencia de la perspectiva sinecológica, sin comunidades biológicas la evolución de los organismos no sería posible. Los principios que permiten y regulan el desempeño histórico de la vida han de suponer comunidades de organismos. Los

principios de *coexistencia recíproca* y de *exclusión competitiva*, por ejemplo, solo pueden ponerse en marcha sobre comunidades ya establecidas. El sistema *metaholobionte sinecológico* es la unidad de análisis orgánica donde se disuelven los conflictos teóricos provocados por las asunciones dualistas como externo-interno, homólogo-análogo, filogenético-sinecológico, *macro- micro-* evolutivo.

Los marcos causales que se aplican en esta nueva representación biológica no pueden entenderse ni aplicarse a las unidades evolutivas tradicionales como organismos, poblaciones o especies. Para estas unidades resulta suficiente un marco causal lineal y unidireccional; mientras que los aspectos sinecológicos de la evolución requieren, debido a su complejidad, marcos causales cíclicos y recíprocos. El paisaje adaptativo es irrelevante si se considera como la orografía de un paisaje externo e independiente de las actividades de los organismos. Tampoco es fructífero pensar el paisaje adaptativo como estructurado de acuerdo con las presiones de selección que actúan sobre rasgos o caracteres discretos de una población, o sobre la potencialidad de los individuos que la conforman para dejar descendencia. Figurado así el *paisaje adaptativo* excluye la participación de los organismos en su estructura y desconoce canales y modos de herencia que harían partícipes de un cambio evolutivo no solo a los descendientes filogenéticos, sino además, a los descendientes y a los coexistentes ecológicos. Estamos obligados a pensar dinámicamente y para ello las metáforas y declaraciones cualitativas se tornan necesarias. La estructura del paisaje adaptativo sería a cambio de una orografía, más bien, un flujo como la atmosfera o el aire que circula entre las elevaciones de aquel paisaje evolutivo meteorizándolo (erosionando su superficie); construyendo y dando en él formas, funciones y ritmos. La dinámica adaptativa es fundamental, pero su acción selectiva circula sobre un paisaje funcional y temporal dinámico estructurado sobre relaciones simbióticas y construcción de nichos. *El paisaje ecológico y evolutivo es el producto de la incesante participación de los organismos modificando el espacio, el tiempo y la distribución de la materia y la energía del paisaje sinecológico.* Por ello, las actividades de construcción de nicho son simbióticas y fenológicas; configuran las redes de interacción y los cronogramas sobre los cuales estas redes de procesos se ejecutan retroalimentando –mediante ritmos ecológicos– la reciprocidad de las funciones.

### 1.3.4 Jerarquía, recursividad, niveles móviles y contextos de construcción

Aquí definiré el metaholobionte sinecológico de acuerdo con una estructura jerárquica de niveles de organización que se relacionan entre sí de modo dinámico mediante la construcción de nichos. Desde la perspectiva del holobionte y metaholobionte, la incorporación del marco conceptual de la construcción de nichos demanda un modelo en el cual el sistema sinecológico sea una función de su jerarquía dinámica y de su recursividad.

En *primer lugar* el sistema sinecológico es **jerárquico** debido a que este está organizado en niveles de procesos anidados unos dentro de otros (procesos metabólicos, fisiológicos, ontogenéticos, etológicos, simbióticos, fenológicos). Así mismo, el sistema sinecológico es jerárquico en cuanto a escalas de organización. Los simbioses bacterianos forman parte de los holobiontes; los holobiontes son, a su vez, simbioses del metaholobionte mediante la interfaz microbiana del entorno. En *segundo lugar* el sistema sinecológico es **dinámico** debido a que por medio de actividades de construcción y herencia de nichos, los organismos modifican las relaciones de jerarquía entre los niveles anidados. En *tercer lugar* es **recursivo** debido a que cada nivel es considerado como un contexto para la ejecución de actividades de construcción que constriñe, a su vez, a los niveles aledaños.

Conforme a esto se definen tres aspectos del metaholobionte sinecológico:

1. El metaholobionte sinecológico sería un sistema jerárquico y recursivo que comprende tres niveles fundamentales para la construcción de nichos: *i*) las comunidades microbianas, *ii*) el holobionte y *iii*) el metaholobionte sinecológico (*vid.* Tabla B).

2. Los niveles de organización mencionados no son fijos o estáticos, sino dinámicos. Las actividades de construcción de nichos –en alguno de los niveles– afectan a los contextos en los cuales los organismos actúan y disponen las consecuencias de su actividad en una jerarquía de niveles móviles reconfigurada. Esta modificación de la recursividad, o modificación de los contextos para la construcción de nichos, resulta fundamental para describir la dinámica evolutiva desde la representación sinecológica. Se pone en evidencia un esquema de causación jerárquica “hacia arriba y hacia abajo”, a la vez que un esquema recíproco de causación entre medio ambiente y niveles de la estructura. La causación jerárquica *hacia arriba* y *hacia abajo* representa la idea de que dado cierto nivel de

organización, este no está necesaria ni exclusivamente constreñido por su nivel superior, ni por su nivel inferior. Es decir, que las actividades de construcción de nichos en el *nivel 2* (holobionte) pueden afectar causalmente tanto al *nivel 1* (microbiota) como al *nivel 3* (metaholobionte) y ser resultado de agentes operativos en cualquiera de sus niveles. Incluso el mismo nivel en el que las actividades tienen lugar puede verse afectadas, debido a que las actividades simbióticas de construcción de nichos están redefiniendo constantemente su estructura. Adicionalmente, todas las actividades de construcción son recíprocamente causales en relación con el entorno y los organismos. En virtud de su condición dinámica y de su jerarquía recursiva, un nivel de organización sinecológica podría posibilitar para sí mismo un contexto con más grados de libertad para la ejecución de sus actividades constructivas. Así por ejemplo, mientras al nivel de holobionte los microorganismos son huéspedes de su hospedador multicelular, a nivel metaholobionte plantas y animales serían los huéspedes de la matriz microbiana hospedadora y un entorno en proceso de modificación biológica. Esto último, se debe a la ubicuidad de microorganismos, pero fundamentalmente a que en las interfaces holobionte/sustrato, los microorganismos controlan los ciclos de materia y energía.

3. El metaholobionte sinecológico en tanto que sistema dinámico, jerárquico y recursivo puede modelarse como estructurado sobre una topología no orientable (no es posible definir topológicamente un borde) en la que es imposible señalar dónde empiezan y terminan cada uno de los niveles (simbionte, holobionte y metaholobionte sinecológico); ni de qué modo conceptualizar lo que es intrínsecamente orgánico y lo que es intrínsecamente externo (dualismo organismo-entorno).

Las relaciones que modifican las *comunidades de construcción* no son relaciones adaptativas, a saber, relaciones puntuales y relativas entre rasgos y factores (*cf.* Aaby & Ramsey 2020), sino relaciones simbióticas y fenológicas. Es decir, relaciones constitutivas del anidamiento sinecológico que refieren a la funcionalidad y su ritmo de ejecución a múltiples niveles del paisaje sinecológico. La construcción de nichos es el dinamismo que *organifica* el entorno, a la vez que el entorno provee de ámbitos para que en su desarrollo los organismos estructuren sus propios contextos *espacio-* temporales –vía plasticidad del desarrollo y herencias ecológicas–. La construcción de nichos enfatiza la interacción dialéctica entre organismos y entorno (Levins & Lewontin 1985), aunque por sí mismos estos conceptos (organismo, entorno) no pueden definirse. El mismo inconveniente existe

si pretendemos definir los niveles de organización biológica incorporando la representación construccionista. El holobionte es una comunidad de microorganismos simbióticos anidados en cuerpos animales, cormos vegetales y demás estructuras pluricelulares hospedadoras; pero los holobiontes son simbiotes que están, a su vez, integrados en una matriz de microorganismos (*vid.* Tabla B). Estas matrices de microorganismos forman una interfaz biológica con el entorno –ya sea este suelo, agua o aire–. Así, resulta fácil figurarse que la organización comunitaria es transversal y aparece en todos los niveles de organización biológica (comunidades de moléculas, células, organismos, comunidades de comunidades).

Ahora bien, según las tres ideas propuestas, microbios, holobiontes y metaholobiontes *por una parte*; así como entornos, comunidades y organismos *por otra*, pueden interpretarse como niveles jerárquicos (O'Neill *et al.* 1986), dinámicos y recursivos del metaholobionte sinecológico. Gregory Bateson describió a los seres vivos como *sistemas de niveles múltiples organizados con jerarquía recursiva* (Harries-Jones 1995; Neuman 2004, 2006, 2008). Podemos asumir esta misma definición para las comunidades biológicas de microorganismos, holobiontes o metaholobiontes. Al mismo tiempo, podemos utilizar este significado –el de sistemas biológicos *sensu* Bateson–, para definir el proceso de construcción de nichos sinecológicos.

En *primer lugar la recursividad* puede entenderse como la propiedad que los niveles de organización sinecológica poseen cuando asumen un contexto para el desarrollo de actividades de construcción de nichos. El contexto de un nivel de organización biológica es el entorno construido biológicamente del cual depende el despliegue de funciones simbióticas o sus ritmos de ejecución dentro de un conjunto de alternativas entre las que debe hacer su próxima elección (Bateson 2000). En *segundo lugar* el contexto puede considerarse como un conjunto de restricciones que un nivel le impone a otro posibilitando su acción, a la vez que restringiendo la entropía. Los contextos estarían siempre incrustados dentro de otros contextos. Imbricados en topologías específicas, los contextos establecen una jerarquía de restricciones y de posibilidades, que en su “aspecto dinámico genera bucles de retroalimentación”, en los que “la información circula hacia atrás y adelante entre los diferentes niveles del sistema para asegurar la estabilidad de cada nivel y constituir el

conjunto del trabajo”<sup>71</sup>. Es importante señalar que lo dicho no solo atañe a los flujos de información en el canal de la herencia genética. Los contextos están constituidos además por inducciones ambientales que se heredan en múltiples niveles y que definen los bucles de retroalimentación por medio de canales ambientales de herencia. Estos bucles de retroalimentación tienen múltiples dimensiones, todas ellas interactivas. Las interacciones más significativas para la representación sinecológica de la teoría de la construcción de nichos son las de causación recíproca y retroalimentación entre organismos y entornos.

Tanto la retroalimentación entre medio ambiente y organismos, como la retroalimentación entre los niveles de la estructura simbiótica es aquí entendida bajo un marco de causalidad evolutiva recíproca (West-Eberhard 2003; Day & Bonduriansky 2011; Uller 2012). La **causalidad recíproca** se define aquí como la propiedad de la estructura sinecológica en virtud de la cual las relaciones selectivo-adaptativas de causa-efecto, entre organismos y entornos, son bidireccionales. *La bidireccionalidad de estas relaciones evolutivas se define en el sentido de que una causa evolutiva (a), como cierta variabilidad de los entornos selectivos, podría seleccionarse como efecto (b) de la acción de los organismos. Recíprocamente, en algún momento del futuro, estos entornos seleccionados se convertirán en el entorno selectivo (a') en el que serán seleccionada cierta variabilidad de los fenotipos de organismos (b') o viceversa.*

Una característica de esta reciprocidad causal evolutiva es que no se cierra en un solo bucle causal, ni afecta a un solo factor ambiental en relación con un solo rasgo adaptativo. Los bucles son continuos y enlazan a la totalidad de la holobiocenosis. Las interacciones causales recíprocas son fundamentales para comprender la naturaleza compleja del sistema sinecológico y no reducirlo mediante la individualización de causas específicas lineales (Hilborn y Stearns 1982). Las exposiciones que citan causas lineales simplifican las explicaciones. Estas son económicas en cuanto al tiempo y esfuerzo dedicado a producirlas (Archetti 2015), pero eliminan los múltiples circuitos causales de un evento que convergen

---

<sup>71</sup> “A context is always embedded within another context and therefore we have a hierarchy of constraints of constraints. The fact that contexts are embedded within contexts does not point only at the hierarchical structure of living systems. There is also a dynamic aspect to this embeddings and embodiment, and this dynamic aspect is constituted through feedback loops in which information is fed back and forth between the different levels of the system to assure the stability of each level and to constitute the working whole.” Neuman 2006:261-262

como parte de su contexto. Resulta decisivo “comprender que analizar las causas interactivas es diferente de discriminar entre causas específicas alternativas”<sup>72</sup>.

Por otro lado, las explicaciones lineales son especialmente estables y comprobables si se fundamentan con estudios genéticos (Davidson 2001; Waters 2007) y se centran en un solo nivel de investigación. En el caso de las explicaciones evolutivas estándar, o en el caso de la autoecología, el nivel explicativo consiste en poblaciones de especies particulares (Thompson 2003). A cambio de estas explicaciones el investigador está privando de conocer, por ejemplo, las conexiones causales de una dinámica evolutiva interactiva entre comunidades biológicas y sus entornos (Lewontin 1974; Oyama 1985; Laland *et al.* 2011).

Las descripciones sincológicas no aspiran a exponer las causas lineales de la variación de rasgos específicos, ni en describir a estos como el resultado de procesos adaptativos que se concretan en el seno de poblaciones. Complementariamente, aquí se intenta proporcionar algunos elementos conceptuales que expondrían un conjunto de relaciones procesales imbricadas en una dinámica evolutiva mucho más amplia (*cf.* Archetti 2015) definida por tres aspectos: *i*) es sincológica, *ii*) involucra a múltiples niveles de organización biológica y *iii*) está estructurada sobre una dinámica constitutivamente recíproca y simétrica en la que los procesos ecológicos son necesariamente evolutivos.

La retroalimentación, así mismo, puede darse en tres modos. El primero de ellos se da entre niveles “verticales”, esto es, entre los niveles simbiote-holobionte-metaholobionte. El segundo se da entre niveles “horizontales”, esto es, entre lo tradicionalmente comprendido como medio orgánico y medio externo. Finalmente, el tercer modo de retroalimentación se produce entre el paisaje funcional y el paisaje temporal, es decir, entre la estructura de las relaciones funcionales y el ritmo en que tal estructura se actualiza. *La retroalimentación en este último caso sería la interacción entre funciones y sus sincronización.*

---

<sup>72</sup> “The analysis of interacting causes is fundamentally a different concept from the discrimination of alternative causes. The difficulties in the early history of genetics embodied in the pseudoquestion of “nature versus nurture” arose precisely because of the confusion between these two problems in causation. It was supposed that the phenotype of an individual could be the result of either environment or genotype, whereas we understand the phenotype to be the result of both.” Lewontin 1974:401

La biología del desarrollo ha logrado remarcar la importancia evolutiva del tiempo del desarrollo mediante su concepto de *heterocronía*, no obstante, este concepto se encuentra referido a la escala ontogenética. Es oportuno postular un concepto similar, pero adecuado a escala sinecológica. La fenología puede ser un concepto semejante de acuerdo con la comunidad biológica. En *primer lugar* la fenología se distingue de la heterocronía en que esta no estudia ritmos de desarrollo embrionario en organismos individuales, sino ritmos de desarrollo de una comunidad de organismos lo que incluye necesariamente al holobionte por lo que podemos definir a la heterocronía como un tipo de procesos fenológicos.

En *segundo lugar* la fenología es una restricción para el desarrollo de “homologías profundas” (como lo es la heterocronía), con la diferencia de que tales homologías profundas no son bloques morfológicos del cuerpo de animales o del cormo de plantas. La fenología desde una perspectiva de las comunidades es la responsable de producir convergencias profundas manifestadas en ritmos biológicos fundamentales, como ciclos biológicos o etologías complejas.

Aún así, la fenología es una dimensión del paisaje adaptativo, la otra dimensión es la estructura simbiótica. Se propone –como se verá más adelante (*vid.* Cap. 3)–, que modificaciones en la estructura fenológica de la comunidad inducen recíprocamente modificaciones en la estructura simbiótica. Las variaciones en las estructuras de las relaciones fenológicas ofrecen un tipo de variación que no ha sido considerado como material evolutivo llamaré a esta “variación fenológica”. Del mismo modo, las redes funcionales pueden modificar los cronogramas de ejecución simbiótica con consecuencias igualmente relevantes.

La construcción de nichos que ha permitido a las bacterias conformar la estructura simbiótica y fenológica del órgano radical de las plantas o el intestino de los vertebrados es una ejecución lograda dentro del contexto del holobionte. El holobionte asume, a su vez, contextos de construcción de nichos cuando, por ejemplo, el sistema *planta con raíz* (holobionte a) interactúa mediante una relación simbiótica con el sistema *animal con intestino* (holobionte b). Sea este el caso de un polinizador interactuando con la planta polinizada. El nivel más alto es caracterizado por principios organizacionales que tienen efecto en la distribución de los eventos y las entidades de los niveles más bajos (Emmeche *et al.* 2000). Así por ejemplo, la relación simbiótica entre plantas y animales está constreñida simbióticamente por la reciprocidad entre la función trófica de los insectos

(insectos polinívoros) y la función dispersiva de las plantas (plantas entomófilas); pero además, la relación simbiótica en cuestión está constreñida por cronogramas que se organizan a partir de los límites fenológicos. La duración de una mañana o de una estación es un límite último para el desempeño de todo un cronograma de actividades biológicas subsecuentes. Así mismo, la relación simbiótica específica entre el polinizador y su planta polinizada modula y regula, en función de los recursos, una serie compleja de rutas metabólicas, etológicas y simbióticas que tendrán impacto directa o indirectamente, tanto en la microbiota radical de la planta como en la microbiota intestinal del insecto. En consecuencia, el organismo sinecológico o metaholobionte puede entenderse como un sistema organizado en función de niveles imbricados jerárquicamente, pero no de cualquier modo, sino de modo dinámico y recíproco. La construcción de nichos incorpora necesariamente la perspectiva de una jerarquía dinámica en donde los niveles de la estructura sinecológica son intercambiables en tanto que contextos (*sensu Bateson*) o restricciones impuestas *desde y hacia* un nivel superior.

Medio ambiente microbiano	Descripción de la comunidad	Sistema sinecológico	Sistema fenológico
No es fundamental o definitivo en el concepto original de comunidad, salvo en el caso de las comunidades de microorganismos.	Comunidad de organismos coexistentes en un biotopo.	Biocenosis Distinción entre comunidades y ambiente.	Relaciones sincrónicas entre eventos específicos y ciclos diurnos o estacionales.
Fundamental.	Comunidad de microorganismos en la interfaz entre las masas de agua tierra y aire.	Microbiota	Cronomas microbianos
Fundamental en la descripción del holobionte en tanto que microbioma.	Comunidades microorganismos en relación simbiótica con plantas y animales.	Holobionte Metazoarios + microbiomas	Metacronomas
Fundamental en la descripción de la comunidad de holobiontes.	Comunidad de holobiontes coexistentes en un hábitat embebidos en una matriz de microorganismos que regulan su interdependencia simbiótica.	<i>Holobiocenosis</i> Biocenosis de holobiontes + Comunidades simbióticas	Nichos fenológicos
Fundamental en la descripción del sistema sinecológico.	Estructura de la holobiocenosis en la que las comunidades de microorganismos en la interfaz entre las masas de agua, tierra y aire dan cohesión a la totalidad del sistema.	<i>Metaholobionte Sinecológico</i> Estructura de máxima integración y dependencia recíproca entre comunidades y ambientes.	

**Tabla B.-** Las principales unidades ecoevolutivas en cuanto a sistemas sinecológicos y sistemas fenológicos, destacando la presencia constitutiva de las comunidades de microorganismos en cada uno de los niveles propuestos.

## 2 CONSTRUCCIÓN DE NICHOS SINECOLÓGICOS

*¿Así que hay árboles, frecuentados por ángeles  
y cultivados tan extrañamente por lentos hortelanos ocultos,  
que sin pertenecernos nos producen?*

(...)

**RAINER MARIA RILKE**<sup>73</sup>

En el siguiente capítulo plantearé la hipótesis de la Construcción de Nichos Sinicológicos. Para ello expondré un segundo ámbito teórico de la Representación Sinicológica de la Teoría Evolutiva (RSTE): la Representación Construccional de los Nichos Sinicológicos (RCNS)<sup>74</sup>. Específicamente, la RSCNS defiende una tercera vía en el debate que se establece entre la Teoría de Construcción de Nichos (TCN) y la Teoría del Fenotipo Extendido (TFE). Se trata de una alternativa entre dos posturas que denominaré *complementarismo* y *revisionismo*. Esa tercera vía consiste en entender la construcción de nichos desde una perspectiva sinicológica. Se propone una vía teórica que realmente complementa y puede coexistir tanto con la representación estándar de la construcción de nichos como con el adaptacionismo. Los organismos, en efecto, construyen nichos adaptativos respecto de los cuales, en sentido estricto, la TCN no consigue un aporte original respecto de su versión adaptacionista, la Teoría del Fenotipo Extendido. Casos paradigmáticos de actividades *restringidas* de construcción de nicho –como la construcción de estructuras– se explican perfectamente tanto en términos de fenotipos extendidos como en términos de construcción de nichos, no resultando en estos casos la TCN un marco teórico indispensable. Lo contrario sucede con otro tipo de actividades de construcción de nichos consideradas como *amplias* o *constitutivas del ecosistema* en las que la TCN resulta fundamental. Propondré que las actividades de este segundo tipo no demuestran ser evolutivamente relevantes si son planteadas desde los mismos términos que comparten la versión clásica del construccionismo de nichos y el adaptacionismo. Definiré nuevos términos para una perspectiva *constructivista* a la que distinguiré de la antigua denominándola perspectiva *construccional*. La principal diferencia entre ambas visiones consiste en que mientras la primera intenta explicar la construcción de los entornos atendiendo a los cambios de relaciones entre factores del entorno y rasgos adaptativos; la

---

<sup>73</sup> “(...) Gibt es denn Bäume, von Engeln befliegen, / und von verborgenen langsamen Gärtnern so seltsam gezogen, / dass sie uns tragen, ohne uns zu gehören? (...)” Rilke, R. M. (1922). Das XVII. Sonett.

<sup>74</sup> Junto a la Representación Sinicológico-Evolutiva de la Individualidad Sinicológica (REEIS).

segunda atiende a la construcción de nichos en términos sinecológicos apuntando hacia las funciones y los ritmos ecológicos que se modifican por la actividad de comunidades de construcción.

En *primer lugar* (vid. 2.1) diferenciaré entre la corriente filosófica del *constructivismo* social de la ciencia y la corriente evolutiva de *construccionismo* de nichos. Propondré que ambas interpretaciones han contribuido a una pluralidad de agendas evolutivas, pero que estas, en ningún modo, requieren el antirrealismo o el agnosticismo científico. Defenderé que el paso del adaptacionismo al construccionismo de nichos –y de este último al programa de investigación construccional aquí presentado– es producto de una *dinámica erotética entre agendas de preguntas* forjadas en distintos niveles de análisis y distintos campos de estudio. Las agendas de preguntas de la representación estándar atienden a genes, poblaciones y clados; mientras que las agendas de preguntas de la representación sinecológica construccional atienden a comunidades biológicas, funciones y ritmos ecológicos de interacción y coexistencia.

En *segundo lugar* (vid. 2.2) se establecerá un contexto para la interpretación y el estudio de la construcción sinecológica de los nichos. Desde su origen en el planeta Tierra la evolución de la vida ha sido un proceso concomitante de construcción biológica de los entornos y selección natural. Debido a esto puede establecerse un paralelismo entre la importancia causal de los eventos como la cladogénesis (constitución de clados) y los eventos de *sinecogénesis*<sup>75</sup> (constitución de comunidades). El aumento diacrónico de la diversidad biológica –que puede inferirse del registro paleontológico en el primer caso– es equivalente a los eventos de una sucesión ecológica en el segundo. La diversidad biológica se amplifica a lo “largo” del tiempo filogenético, pero también lo hace a lo “ancho” del tiempo sinecológico y este aspecto que implica modos de causalidad recíproca, no lineal, tiende a desatenderse desde las perspectivas estándar. Las modificaciones amplias que las comunidades de construcción propagan en el entorno, afectando a las estructuras simbióticas y fenológicas del ecosistema, son la regla y no la excepción en la dinámica evolutiva. Las modificaciones biológicas del entorno concursan con procesos filogenéticos en la estructuración del paisaje adaptativo.

---

<sup>75</sup> Se utiliza aquí como neologismo (vid. Glosario).

En *tercer lugar* (*vid.* 2.3) se definirán las características de la perspectiva constructiva y se expondrán las Actividades de Construcción de Nichos Sincológicos (ACNS). Tomando como punto de partida las categorías clásicas de actividades de construcción de nichos se revisarán los elementos más relevantes de esta perspectiva y se establecerán los puntos de diferencia con la nueva propuesta dando especial relevancia a los procesos de herencia ecológica.

## 2.1 Construccinismo de nicho, constructivismo social, agendas de preguntas y pluralismo ontológico

En esta sección distinguiré entre tres conceptos fundamentales: a) *constructivismo social de la ciencia*, b) *construccinismo de nichos*, y c) *representación construccional de nichos sinecológicos*. Este último concepto permitirá representar la evolución de los organismos como causa, a la vez que como consecuencia, de actividades comunitarias de construcción que modifican los nichos sinecológicos tanto a nivel de holobiontes como de metaholobiontes sinecológicos.

En *primer lugar* (vid. 2.1.1) propondré que el construccinismo de nichos tiene algunos elementos del *constructivismo social moderado* y del *pluralismo ontológico*. Se distinguirá de modo expreso entre los compromisos ontológicos y los compromisos metafísicos que se asumen en posturas realistas y antirrealistas, para definir así, una interpretación del constructivismo que evita compromisos con posiciones radicales. Se sugerirá que el *constructivismo social de la ciencia moderado* puede entenderse desde la perspectiva de un *construccinismo de nicho social epistémico*. Los conceptos científicos pueden entenderse como el producto de la elaboración de agendas de preguntas, por parte de comunidades científicas, sobre ciertos ámbitos de la realidad biológica. Si la ciencia es una construcción, lo es en la medida que la actividad científica conlleva una construcción de nichos epistémicos. En tanto que un tipo muy específico de construcción de nicho, los nichos epistémicos, nada tienen de común con posturas antirrealistas o escépticas. Este tipo de construcción de nichos puede definirse en términos sinecológicos. Se destaca la importancia de las agendas de preguntas en la construcción de marcos conceptuales y las representaciones teóricas que buscan resolverlas. Propondré que en tanto persistan y coexistan múltiples agendas de preguntas, estas podrán orientar de distintos modos el entendimiento de múltiples aspectos de la realidad a los cuales sus marcos conceptuales apuntan.

En *segundo lugar* (vid. 2.1.2) se destacará el componente metafórico en el uso del término construccinismo puesto que este resulta útil para interpretar adecuadamente la diferencia entre la teoría estándar de la construcción de nichos, la teoría del fenotipo extendido y la representación construccional aquí propuesta. Este elemento metafórico nos ofrece una perspectiva en la que los organismos: a) no se ajustan individualmente a sus

entornos, *b*) no se encuentran separados de estos, y *c*) no están relacionados con las presiones de selección únicamente por medio de la adaptación.

Se destacará el hecho de que ni los organismos ni los entornos son agentes pasivos en la selección natural, sino que se modifican activa y recíprocamente. Para ello ofreceré razones sinecológicas que podrían resumirse del siguiente modo: *El entorno no es una externalidad abiótica, sino un organismo comunitario (holobionte) o un entorno organizado (metaholobionte) por la acción de comunidades biológicas. La relación entre organismos y entornos es simbiótica.*

En *tercer lugar* (vid. 2.1.3) se caracterizarán las actividades de construcción de nichos sinecológicos destacando cinco aspectos relevantes que nos permiten diferenciar la representación evolutiva construccional –aquí propuesta– de la representación estándar de la construcción de nichos.

### 2.1.1 Interpretación filosófica del construccionismo: constructivismo social.

#### Construcción social de la ciencia

El programa de investigación que postula que los organismos lejos de adaptarse pasivamente a sus entornos, los llevan a cabo mediante su construcción (Waddington 1959; Lewontin 1983), se conoce como *construcción de nichos* (Odling-Smee 1988; Odling-Smee *et al.* 2003; Laland & Sterelny 2006; Odling-Smee *et al.* 2007). La expresión “*niche construction*” fue acuñada por Odling-Smee en 1988 y estuvo inspirada en los trabajos de C. H. Waddington (1959) y R. C. Lewontin (1983). Algunos autores se refieren a la “*construcción orgánica del medio ambiente*” (Godfrey-Smith 1996) como *construccionismo de nichos* (Archeti 2015). La construcción de nichos se considera aquí como un programa de investigación evolutivo que modifica conceptos centrales del programa de investigación adaptacionista. La dinámica entre estos marcos conceptuales permite entender los límites de nuestra representación evolutiva estándar. El adaptacionismo postula al medio ambiente externo como agente causal único de la evolución adaptativa (Williams 1992; Barton & Partridge 2000). El construccionismo de nichos, por el contrario, afirma que *el medio ambiente coevoluciona junto a los organismos que lo modifican*. Mediante una influencia recíproca los organismos modulan las presiones de selección del medio en el que persisten adaptativamente<sup>76</sup>. Organismos y medio ambiente inducen recíprocamente cambios en la dinámica evolutiva de la totalidad del sistema.

Es posible contraer deudas conceptuales no adecuadas al aplicar el término “construccionismo” a la perspectiva evolutiva de la construcción de nichos. Existen al menos dos interpretaciones para el término construccionismo: una evolutiva, el *construccionismo de nichos* y otra filosófica, *el constructivismo social*. Es necesario distinguirlas para luego defender que el construccionismo de nichos no debe entenderse como un ejemplo del constructivismo social. La tesis de la construcción orgánica del medio externo no implica las tesis del antirrealismo o el escepticismo. En cambio es posible, si se

---

<sup>76</sup> “Niche construction should be regarded, after natural selection, as a second major participant in evolution. Rather than acting as an “enforcer” of natural selection through the standard physically static elements of, for example, temperature, humidity, or salinity, because of the actions of organisms, the environment will be viewed here as changing and coevolving with the organisms on which it acts selectively.” Odling-Smee *et al.* 2003:2

prefiere, describir la construcción de entornos epistémicos o entornos conceptuales como un caso de construcción de nichos. Postularé que el constructivismo es perfectamente compatible con un realismo científico robusto (*cf.* Suarez 2019: Cap. 8), aunque tiene elementos moderados del constructivismo social y, en la misma medida, es afín a cierta interpretación del *pluralismo ontológico*. Según este pluralismo, es posible asumir una pluralidad de marcos conceptuales coexistentes encaminados a describir y explicar la dinámica evolutiva, utilizando para ello una serie de recursos como: *i)* descripción de nuevos casos, *ii)* empleo de nuevas metáforas, *iii)* nuevas conceptualizaciones y *iv)* enunciados cualitativos. Así como de ser necesario, la sustitución de asunciones ontológicas, por ejemplo, la del sustancialismo por la de la metafísica de procesos.

La filosofía de la ecología puede concebirse como un estudio de los conceptos vigentes en ecología, su relación con los conceptos de la biología evolutiva, al igual que la correspondencia de los conceptos ecológicos y evolutivos con las preguntas filosóficas actuales. La creación de conceptos es una actividad fundamental en el desarrollo del pensamiento filosófico (Nersessian 2010; 2012) que debe ejecutarse integrando los marcos conceptuales existentes y proponiendo conceptos novedosos con los cuales podamos interpretar preguntas no resueltas en evolución y ecología. Estos nuevos conceptos serán capaces de atender la casuística de sistemas simbióticos complejos y las interacciones sin ecológicas que se han definido antes como fundamentales de acuerdo con nuestra unidad de estudio: el metaholobionte sin ecológico. Los científicos “crean sus poderes cognitivos construyendo los entornos en los que ejercen esos poderes” (Hutchins 1995: xvi). Sugiero que esta creación y construcción debe entenderse en los términos evolutivos y sin ecológicos que se entienden eventos constructoristas naturales como la creación del humus por parte de las lombrices de tierra o la construcción de los arrecifes de coral. Nadie podría afirmar *la actitud antirrealista* de las lombrices o de los pólipos del coral, por el hecho de constatar experimentalmente que tanto la tierra en la que las lombrices habitan como el arrecife son en gran medida el producto de actividades ecológicas. Los científicos construyen entornos de pensamiento, así como maquinarias epistémicas (Chandrasekharan & Nersessian 2011; Nersessian 2012), que han permitido, por ejemplo, aquel tipo de constataciones científicas (que el humus es producido por lombrices y el esqueleto coralino por los pólipos), pero estos entornos y maquinarias *se llevan y se han llevado* a cabo por medio de un dinamismo recíproco entre la realidad de los entornos naturales y la organización evolutiva y ecológica de los seres vivos. Organismos como las lombrices, los

pólipos o los seres humanos han sido seleccionados, a la vez que han seleccionado los entornos de su adaptación selectiva. La misma apertura para dejar que operen nuevos conceptos en función de nuevas agendas de problemas es ejemplo de lo extendida que se encuentra en la realidad la pluralidad de los casos y la multiplicidad de los niveles de implicación que tiene la construcción de nichos (adaptativos, sinecológicos, fenológicos o epistémicos).

La *interpretación filosófica* del construccionismo coincide con una posición metafísica a menudo enmarcada dentro del antirrealismo que defendería la visión de que “el pensamiento, o el lenguaje, o la actividad científica, construye el mundo exterior”<sup>77</sup>. Específicamente, la doctrina de la construcción social de la ciencia propone que conceptos, modelos, metodologías de investigación y las directrices que guían la labor científica son dependientes de los factores sociales. El constructivismo postula, así mismo, que la existencia de las entidades, esquemas o categorías científicas no pueden ser estudiadas más allá de su propuesta teórica dentro de algún modelo. Sin que existan realmente, las entidades teóricas, se construyen, no se descubren. La reflexión sobre *la sociología del conocimiento científico* no debería necesariamente comprometer al investigador con el asunto explícito de la existencia (real o no) de entidades, esquemas o categorías teóricas. Predisponer a quienes ejecutan una actividad científica a tomar una actitud antirrealista, por el hecho de considerar la ciencia como una actividad evidentemente social sería un desacierto. Del mismo modo, una buena parte de lo que significa ejecutar actividades científicas consiste en experimentar con entidades asumidas como reales; describir especies antes no descritas y en ese sentido descubrirlas; o establecer principios y regularidades para eventos independientes. Imponer para este modo de ejecutar y comentar la actividad científica el epíteto de “realismo” sería, por sí mismo algo redundante, salvo casos en los que los científicos expliciten esta tesis filosófica y dejen claro su compromiso ontológico o metafísico. Sin embargo, en la práctica de la ciencia una neutralidad de tal tipo es difícil de encontrar y generalmente los relatos inspirados por reflexiones constructivistas derivan implícita o explícitamente en posturas antirrealistas (Chakravartty 2017). Por ello existen reflexiones sobre ciertos rasgos banales de las tesis constructivistas en ciencias biológicas.

---

<sup>77</sup> “A number of biologists and philosophers have thought that the right view of organism-environment relations is a more thoroughgoingly "constructivist" view. The strongest forms of this position have similarities to the broader metaphysical antirealist position called "constructivism," the view that thought, or language, or scientific activity, constructs the external world. I will argue against stronger versions of constructivism in biology, by means of close attention to the difference between internalist arguments and constructive arguments against asymmetric externalist positions.” Godfrey-Smith 1996:141

Estas tesis, no deberían suponer un compromiso ontológico por parte de quienes entienden la ciencia desde una perspectiva social, no por lo menos, de una manera polarizada y sí, en muchos casos, de una manera intermedia. Existe “un sólido punto medio entre los extremos de la ciencia descubierta y la ciencia inventada”<sup>78</sup>. Una interpretación modesta del constructivismo elude compromisos con posiciones radicales o escépticas y no niega la existencia de una distinción de mérito entre teorías científicas (Dupré 2012). En efecto, la ciencia crece debido a creencias y actividades sociales, pero estas nos proveen, así mismo, de bases “para la distinción entre construcciones epistemológicas razonables y no razonables”<sup>79</sup>.

Será necesario definir los términos en los que se discutirá la perspectiva constructivista de la ciencia en relación con la perspectiva de la construcción de nichos. Aunque sean dos tratamientos específicos de distintos campos de estudio, no se desconoce aquí el influjo conceptual que las ideas del constructivismo social pudieron haber tenido en las primeras aproximaciones teóricas sobre la construcción orgánica del medio ambiente o construccinismo de nichos.

En *primer lugar* distinguiré mínimamente entre compromisos ontológicos y metafísicos. Los primeros son compromisos explícitos o implícitos que un marco conceptual, programa de investigación o representación científica asume respecto de la existencia, real o no, de entidades teóricas. El adaptacionista se compromete implícita y explícitamente con la existencia real de genes, organismos y poblaciones de especies. El *adaptacionista*, así mismo, se compromete con la existencia real del entorno ambiental y de los nichos adaptativos como un ámbito externo selectivo. El *construccionista de nichos* –a cambio– se compromete con la existencia real de los nichos, entendidos estos como una interfaz dinámica entre organismos, comunidades y entornos. El segundo tipo de compromisos, los metafísicos, se refieren a la preferencia por alguna condición última para la existencia de cualquier tipo de entidades. No se profundizará aquí en las corrientes de

---

<sup>78</sup> “What I want to suggest in this paper is that there is solid middle ground between the extremes of science as discovered and science as made up. Science, I take it, is produced by people in interaction with nature. Nature doesn’t determine what science we produce, because there are indefinitely many sets of truths we could articulate about nature. Which we choose to articulate will depend on the interests of a particular investigating community.” Dupré 2012:40

<sup>79</sup> “We can very well ask which are reasonable, defensible, etc., constructs. And we can give general accounts of the way science works as part of the grounding for the distinction between reasonable and unreasonable epistemological constructs. It is then important to note that this distinction by no means maps exactly on to the constructs we now take to embody true knowledge and those we do not.” *Ibid*: 43

este tipo de compromisos, la intención es definir términos solo en la medida que estos sirvan para señalar la posición del presente discurso hacia el constructivismo social en relación específica con el construccionismo de nichos.

Se considerarán los compromisos metafísicos como la afiliación con un fundamento para la existencia de cualquier entidad, dependiente al menos de un tipo de actividad humana (antirrealismo); o por el contrario, independiente en un grado cualquiera de dicha actividad (realismo). El antirrealista, según esto, concibe su ontología como una construcción de entidades teóricas en el seno de las sociedades humanas. El realista, en cambio, concibe ontológicamente entidades reales desprendidas de uno o varios fundamentos absolutos, por ejemplo, de tipo matemático, espiritual o material. Esta simplificación es aquí un recurso introducido específicamente para proponer que al admitir la existencia teórica de una entidad o de un conjunto de entidades el biólogo no se ve necesariamente comprometido a explicitar el estatus metafísico de las entidades porque al estudiarlas estas se constatan como reales y se construye con ellas entornos, conceptos e instrumentos epistémicos regulados por la misma realidad. Dicho de otro modo, la realidad biológica se encuentra implícita en los conceptos y objetos que el científico estudia; mientras que el entorno cognitivo en el que se elaboran explicaciones es producido mediante la acción directa del científico y su comunidad sobre su medio social, cultural o epistémico. El constructivista social de la ciencia no se encuentra alejado del realista científico a no ser que decida estarlo al asumir una postura radical escéptica o antirrealista, en cuyo caso, sería un asunto que poco concierne al ámbito en el que la práctica científica dialoga o pacta con la filosofía. Sugiero que el biólogo es en mayor o menor grado, un constructivista científico moderado. El biólogo y específicamente el evolucionista podría ser proclive a entender el ***constructivismo social de la ciencia*** como un instancia del ***construccionismo de nicho social (cultural o epistémico)***. Tal es la postura naturalista que aquí se adopta. Los marcos conceptuales en biología se construyen (constructivismo social de la ciencia), pero estos son reales coincidencias entre ciertos aspectos del mundo biológico y las actividades que las comunidades científicas desempeñan para promover o contrarrestar cambios de su ambiente cultural, social o epistémico (construccionismo de nicho social).

En segundo lugar defenderé que las preguntas que se pretenden resolver dentro de la ciencia condicionan su desarrollo y determinan en parte las preguntas emergentes por las

cuales la comunidad deberá modificar sus entornos científicos y sociales (construccionismo de nicho social, cultural, epistémico). Esta es una sugerencia abierta. Considero que se trata de una medida adecuada para entender el realismo que subyace a la construcción humana de los entornos.

Tiene fundamental importancia, dentro de esta sugerencia, el papel que desempeñan las agendas de preguntas. Si hay algo en las sociedades humanas que determina en gran medida el mundo que estas experimentan son las preguntas que guían y modifican su desarrollo. Nos encontramos ante una modificación recíproca entre entornos naturales, sociales, culturales, epistémicos y los cuestionamientos que promueven o contrarrestan la modificación de estos entornos. Los entornos son reales y la modificación de estos es realmente dependiente de las acciones biológicas, sociales, culturales y epistémicas. Las agendas de preguntas sirven de guía para la producción de nuevos conceptos e inevitablemente de nuevos cuestionamientos. Alguna o algunas poblaciones humanas del mesolítico –al preguntarse por la regularidad de las estaciones– resolvieron la producción de calendarios con los que, posteriormente, promovieron el conocimiento de la agricultura. Con la agricultura igualmente “florecieron” otro tipo de preguntas, como por ejemplo: ¿qué cereales y qué frutos son comestibles? ¿cómo optimizar el trabajo de la siembra y el beneficio de la cosecha? O ¿qué es una espiga y en qué difiere de una semilla? ¿qué tienen en común las plantas y los insectos que las frecuentan?, etc. Así podríamos, siempre dentro de un registro altamente especulativo, llegar a la génesis de formulaciones problemáticas como: ¿Por qué los guisantes son verdes o rugosos? y a partir de allí, formular conceptos como *genética* y *evolución de poblaciones*. He trazado, casi absurdamente, una línea que va desde el monumento mesolítico de Aberdeenshire (el primer calendario del que se tiene evidencia) hasta el libro de J. S. Huxley (1942) *Evolution: The Modern Synthesis*. El ejemplo nos ha servido para ilustrar tres ideas fundamentales. *La primera idea* consiste en que la ciencia es una construcción en la medida en que se puede entender como un nicho humano altamente específico. Esto nada tiene que ver con posturas antirrealistas o escépticas, pues es posible definirla en términos evolucionistas y sincológicos. *La segunda idea* consiste en interpretar las agendas de preguntas –y la actividad científica que busca resolverlas– como una construcción de nichos que desarrollan las comunidades científicas.

Finalmente en *tercer lugar* sostendré la idea de que las agendas de preguntas generan modificaciones del entorno epistémico que, en virtud de la singularidad de cada una de ellas, describirán aspectos de una realidad plural. El pluralismo ontológico surge en oposición al esencialismo, y postula la tesis de que no existe una taxonomía natural. Este pluralismo ontológico no implica ningún antirealismo, y asume un “desorden natural” que posibilita categorías no coincidentes, como las que establecen el lenguaje natural y las taxonomías científicas. John Dupré ha llamado a esta postura “realismo promiscuo”<sup>80</sup>. En esta tesis se defiende, con Dupré, que el constructivismo y el pluralismo ontológico no están en tensión con el realismo. Esta perspectiva construccionista, *coexiste* con cierta perspectiva del adaptacionismo y posibilita además nuevos marcos conceptuales de interpretación para el construccionismo de nichos. El construccionismo de nichos no pretende anular al adaptacionismo. Los *nichos construidos* son tan reales como los *genes heredados*, pero su realidad no se evalúa desde la perspectiva de una verdad evolutiva absoluta, o un principio ontológico general, sino desde perspectivas, marcos conceptuales, programas de investigación o representaciones de la teoría evolutiva. La coexistencia conceptual es fundamental, por ello es necesario asumir el constructivismo desde la perspectiva del *realismo ontológico pluralista* (Cartwright 1999, Dupré 2016), así como desde la perspectiva de un pluralismo metodológico (Suppes 1978). Desde un punto de vista científico pueden existir entidades teóricas relegadas al papel de epifenómenos; mientras que, pensadas desde otra perspectiva, se *re-* conceptualizarán como fenómenos fundamentales. Esto es lo que sucede cuando, por ejemplo, representamos la evolución, no como la producción de *heterogeneidad morfológica o genética*, sino como la producción de *heterogeneidad funcional y rítmica* de comunidades de organismos y entornos.

La primera perspectiva, *adaptativa y filogenética*, considera la diversidad como formas específicas desplegadas diacrónicamente bajo un esquema genealógico. La segunda perspectiva, *constructiva y sinecológica*, considera la diversidad como funciones y ritmos desplegados sincrónicamente en un anidamiento sinecológico. Esta diferencia es fundamental, pues el “tiempo profundo” de la *filogénesis* y el tiempo “superficial” de la “*sinecogénesis*” ofrecen dos panoramas que permiten dos tipos de agendas de preguntas dispares. Un tipo de agenda indaga sobre la sucesión histórica y causal de eventos genéticos

---

<sup>80</sup> “Thus while I do not deny that there are, in a sense, natural kinds, I wish to fit them into a metaphysics of radical ontological pluralism, what I have referred to as “promiscuous realism.” This account of natural kinds will provide the starting point for my general thesis of metaphysical disorder.” Dupré 1993:18

que originan a los linajes; mientras que la otra indaga en el dinamismo histórico, pero desde una perspectiva que incluye la reciprocidad causal y considera la contingencia contextual de los aspectos sinecológicos en el desarrollo de los organismos y sus relaciones funcionales. La RSTE adopta una postura en la que la adaptación y evolución de los organismos depende en gran medida de la actividad sinecológica de estos (*vid.* 1.2).

Si llevamos nuestros conceptos de una perspectiva a otra, encontraremos que entidades protagónicas en el marco conceptual estándar, como los “genes”, decaen en importancia. Otras, por el contrario, como “relaciones simbióticas” o “ritmos biológicos”, se vuelven fundamentales en el marco alternativo. Apunto aquí a este objetivo. *Se busca que los ritmos biológicos desde la perspectiva constructivista y sinecológica puedan alcanzar un protagonismo conceptualmente análogo al que los genes desempeñan desde la perspectiva adaptativa y filogenética.* Para ello no será necesario reconstruir la teoría evolutiva en un sentido estructural.

Según la perspectiva aquí adoptada, las representaciones de la teoría evolutiva están organizadas alrededor de problemas y preguntas, sobre éstas, crecen marcos conceptuales alternativos cuyo diálogo con los marcos convencionales permite un mayor conocimiento de la evolución. Tomaré como ilustrativa la siguiente metáfora: las teorías no se construyen o reconstruyen en un sentido mecánico y estructural, las teorías crecen y establecen relaciones “coevolutivas” o “simbióticas” con otros marcos conceptuales coexistentes. El proceso por el cual el conocimiento científico cambia es orgánico. Reemplaza partes, pero estas, al ser restituidas, no han dejado de persistir en la integridad del organismo. Al igual que sucede con la modificación orgánica de los entornos, la modificación social de las teorías científicas parece ser un proceso que compromete a la totalidad y por lo mismo, no sucede mediante desvalijamientos radicales, sino mediante recambios funcionalmente recíprocos entre conceptos coexistentes.

Esta es una actitud que beneficia a la ciencia al fomentar la pluralidad ontológica y metodológica en biología evolutiva. Desde la interpretación propuesta la actividad científica se fortalece al promover la coexistencia de marcos conceptuales. No obstante, la coexistencia siendo dinámica, ha de darse en modo tal que se mantengan los aspectos más originales de cada perspectiva sin que estos se “disuelvan” en los marcos conceptuales vigentes. Podemos tomar en analogía, aun cuando sea solo de modo ilustrativo, *mutatis mutandis*, el mismo proceso evolutivo para describir este dinamismo conceptual. El

material a partir del cual las representaciones científicas evolucionan –mediante la adquisición de nuevos conceptos, metáforas, métodos e interpretaciones– proviene de la variación conceptual entre perspectivas coexistentes que interactúan ofreciendo resultados teóricamente interesantes. Estos resultados pueden desembocar en nuevas representaciones científicas o programas de investigación. Ya se ha mencionado antes (*vid.* Cap. 1) que se llama Representación Sinecológica de la Teoría Evolutiva al acopio conceptual entre cuatro marcos teóricos que fundamentan de modo sinecológico y constructivista un nuevo Programa de Investigación Evolutivo, coexistente con el Programa Evolucionista Estándar. Esta nueva representación consta, además, de precisiones teóricas que definen los niveles de organización sinecológica y su estructura; así como de imperativos teóricos que se amparan, junto con aquellos marcos conceptuales, en el Programa de Investigación Sinecológico-Evolutivo (*vid.* Tabla C).

Así, desde una de estas perspectivas los ritmos biológicos adquieren un poder causal y se constituyen como el fundamento de una representación de la teoría evolutiva que vincula la heterogeneidad de organismos a un conjunto de relaciones funcionales, rítmicas y simbióticas. Se trata de una *re-* significación conceptual que mientras se consolida, demandará el abandono progresivo de las metáforas y los conceptos antiguos tallados a la medida de la perspectiva del gen. Nuevas metáforas, descripciones cualitativas y eventos ejemplares podrán ser citados desde el nuevo programa de investigación.

Al dejar de usar algunos recursos heurísticos de los viejos marcos conceptuales emergen nuevas posibilidades teóricas. Si abandonamos, por ejemplo, la metáfora del “mecanismo evolutivo” o la metáfora del “viviente-máquina” quizás podremos aproximarnos conceptualmente a una nueva dinámica evolutiva. De modo análogo, los organismos pueden conceptualizarse en términos de ciclos biológicos (*cf.* Bonner 1958, 1965, 1979) o como comunidades simbióticas (*cf.* Margulis 1967, 1981, 1993) y si hemos llegado hasta aquí ¿por qué deberíamos detenernos ante la posibilidad de conceptualizar a la comunidad de organismos como comunidades sincronizadas de ciclos biológicos? ¿No existe acaso ya una perspectiva ecológica que estudia de este modo a los organismos, llamada fenología?

Si un organismo y la evolución no actúan como una maquinaria, estaremos obligados a dirigir nuestra mirada sobre los asuntos problemáticos que se plantearon desde la antigua perspectiva. Si refundamos, por el contrario, nuestra representación evolutiva sobre el

concepto de gen (fundamento de la maquinaria evolutiva), anularemos otros niveles de selección, así como otros modos de herencia. Si refundamos nuestra representación evolutiva sobre viejas nociones sustancialistas de individualidad, continuidad y persistencia, anulamos la posibilidad de que las entidades biológicas persistan, transmitan y se comuniquen más allá de entidades como programas de desarrollo, clados y genomas. Estaremos renunciando a entender procesos, relaciones simbióticas de procesos y ciclos biológicos. Algo que de hecho, ha sucedido con el planteamiento canónico de la teoría de la construcción de nichos.

Dada cierta agenda de preguntas y ciertos compromisos fundamentales, no todas las perspectivas planteadas con rigor son “interesantes” o “verdaderas” en grado semejante. Esto facilita entender a la dinámica de las agendas, de los marcos conceptuales y de las entidades postuladas por ellas como una dinámica de tipo erotética. Los asuntos problemáticos emergen desde el marco conceptual estándar. Estos consolidan una agenda de preguntas y permiten realizar descripciones, representaciones teóricas e hipótesis novedosas según la postulación de marcos conceptuales alternativos. Entre estas representaciones habrá algunas que parten de agendas de preguntas específicas; mientras que otras serán amplias. Algunas agendas se postulan en independencia de otras agendas alternativas y coexistentes. Otras tomarán la decisión de incorporar las preguntas citadas por aquellas. Es en función de estas relaciones entre agendas de cuestiones que se construyen representaciones o *re-* conceptualizaciones. En algunos casos, se demandará un cambio de programa de investigación e incluso, el cambio o la adopción de nuevas ontologías.

Programa de investigación Sinicológico Eco-Evolutivo			
Niveles del Sistema Sinicológico	Marcos conceptuales / Agendas de problemas	Imperativos teóricos	Fundamentaciones de la Representación sinicológica de la Teoría Evolutiva (RSTE)
a) Comunidades de microorganismos	Ecología de microorganismos	<i>Imperativo microbiológico</i>	<b>Fundamentación Sinicológica</b>  Representación Ecológico-Evolutiva de la Individualidad Sinicológica (REEIS)
b) Holobiontes	Simbiosis y teoría holobionte	<i>Imperativo holobionte</i>	
c) Comunidades de holobiontes (Holobionosis)	Construcción y herencia de nichos	<i>Imperativo construccional</i>	<b>Fundamentación Construccional</b>  Representación Construccional del Nicho Sinicológico (RCNS)
d) Metaholobiontes sinicológicos	Fenología	<i>Imperativo cronobiológico y fenológico</i>	

**Tabla C.-** El Programa de investigación Sinicológico se presenta como un conjunto de marcos conceptuales, Agendas de problemas e imperativos teóricos aplicados a distintos niveles de organización sinicológica. El programa de investigación propuesto se representa mediante una perspectiva sinicológica (REEIS) y construccional (RCNS) de la evolución. En su conjunto, ambas perspectivas, se denominan Representación Sinicológica de la Teoría Evolutiva (RSTE).

## 2.1.2 Metáfora de la adaptación de los organismo y metáfora de la construcción de los entornos

Existe, así mismo, un componente metafórico en el uso del término construccionismo que es fundamental para interpretar adecuadamente la oposición entre este y el adaptacionismo (Lewontin 2000; Archetti 2015). Tal y como se ha formulado, el adaptacionismo sugiere metafóricamente que los organismos han sido seleccionados para *encajar* en un nicho preexistente (Levins & Lewontin 1985; Lewontin 2000). De modo que el mecanismo adaptativo incorpora una consecuencia metafórica fundamental: la visión de que los organismos son agentes pasivos en su evolución separados de su entorno y relacionados con este solo por medio de las presiones de selección que inciden sobre ellos moldeándolos. Tal y como lo sugiere la etimología del término adaptar (Lat. *ad- aptāre* hacer que quepa), la causa principal de la evolución adaptativa, la selección natural, es un agente exterior que “moldea” ciegamente a los organismos aunque con una consecuencia evidente: solo persisten en virtud de su aptitud biológica aquellos que tengan *cabida* en un entorno selectivo dado. La sustitución de esta metáfora por la de la *construcción y destrucción* de nichos (Lewontin 1991; Odling-Smee *et al.* 2003), ha permitido, así mismo, distinguir una postura diferente del adaptacionismo, la construcción de nichos (Lat. *struere* juntar, amontonar; It. ant. *nicchio* nido). “Los organismos no se adaptan a sus ambientes: los producen con pequeñas piezas del mundo externo y en ellos evolucionan”<sup>81</sup>. Esta ***inducción evolutiva recíproca*** entre organismo y medio ambiente modifica la estructura de la teoría evolutiva puesto que incorpora una forma de causalidad recíproca. La adaptación de los organismos sería la primera flecha causal. Mediante esta, cierta porción prefigurada del espacio multidimensional en el ambiente selecciona a una correspondiente configuración de estructuras activas en determinados organismos. La “segunda flecha causal” introduciría retroalimentación en la dinámica evolutiva entre organismos y ambiente (Lewontin 1983; Odling-Smee 1988; Odling-Smee *et al.* 2003) modificando aquella porción del espacio adaptativo.

Estos dos programas de investigación se distinguen notablemente. La metáfora de la adaptación se explicita en conceptos fundamentales de la representación evolutiva estándar, definiendo la evolución de los organismos como un mecanismo: *a)* externalista,

---

<sup>81</sup> "Organisms do not adapt to their environments: they construct them out of the bits and pieces of the external world." Lewontin 1983:280

*b)* causalmente asimétrico, y *c)* centrado en la selección natural de organismos y la evolución adaptativa de poblaciones. Contrariamente, la metáfora de la construcción se explicita en conceptos fundamentales de la representación evolutiva construccionista definiendo la Construcción de Nichos como un proceso: *a')* interaccionista, *b')* causalmente recíproco, y *c')* centrado en las dinámicas de inducción evolutiva recíproca entre los procesos biológicos a múltiples escalas.

Si *por su parte* los organismos se adaptan a su medio, ambos elementos son sustancialmente discernibles estando los primeros adaptados a las imposiciones de los segundos. Se establece, en consecuencia, una dinámica asimétricamente externalista (Godfrey-Smith 1996; Aaby & Ramsey 2020), con el privilegio del entorno físico como causa externa y principal de la evolución adaptativa (Williams 1992; Barton & Partridge 2000; Lewontin 1983; Odling-Smee 1988). Los eventos evolutivos que afectan a los organismos se describen al mismo tiempo en términos de variaciones fenotípicas o rasgos distribuidos en poblaciones naturales susceptibles de persistir en organismos individuales por medio de la selección natural y la herencia genética.

*Así mismo*, los organismos construyen su medio también a través de la modificación de sus nichos, y estos son causalmente recíprocos en su evolución. Ambos elementos no son sustancialmente discernibles más que por el peso específico que se ponga sobre cierto tipo de relaciones, por ejemplo, relaciones topológicas, estequiométricas, termodinámicas, filogenéticas, etc. Un insecto y una planta –en la que aquel anida, o se nutre– son topológica y filogenéticamente diferenciables. Ambos participan de los flujos de elementos y energía del entorno de modos específicos o en ritmos diferentes, determinados por la expresión de sus estructuras genómicas o sus historias de vida. Pero estos aspectos por sí mismos no ponen en evidencia la consideración simbiótica subsecuente de estas relaciones.

El medio ambiente, en tanto que expresión de un conjunto de actividades biológicas, no existe en independencia de los organismos (Levontin 1983). El medio ambiente se encuentra constituido por organismos holobiontes en cuyos intersticios se encuentra un mundo microbiano (Dupré 2002; McFall-Ngai *et al.* 2005; 2013; Bosch & Miller 2016). El medio ambiente consiste en un sistema íntegro, sin solución de continuidad funcional recíproca. Según he señalado antes (*vid.* 1.3), la construcción de nichos solo puede entenderse si nos posicionamos desde la perspectiva de la comunidad biológica y consideramos que esta es constituida no por organismos, sino por holobiontes.

Sin embargo, la influencia cooperativa de microorganismos en la biología de sus hospedadores, así como la influencia de estos sobre las actividades de construcción de nichos son aún insospechadas. Se sugiere aquí, que la construcción de los nichos debe explicar la dinámica evolutiva y la estructura ecológica de las comunidades biológicas. Nichos, comunidades biológicas y organismos serían porciones más o menos definidas conforme a ciertas regularidades dentro del conjunto total de actividades biológicas difusas.

Citando el ejemplo de un insecto que habita y construye su nicho sobre una planta, podremos suponer que los cambios biológicos que suceden en el entorno del insecto inducen recíprocamente en su hábitat: *la planta*. El hábitat o nicho de un organismo es otro organismo. La relación *organismo constructor y nicho construido* es simbiótica e involucra a múltiples elementos de la comunidad biológica. Desde esta perspectiva no podremos entender ya más la construcción de nichos como la acción de un organismo que modifica físicamente las características intrínsecas del medio externo (Godfrey-Smith 1996), construyendo estructuras, instalaciones o instrumentos. No podemos distinguir lo intrínsecamente externo desde que organismos, comunidades microbianas y entornos son intrínsecamente orgánicos todos ellos sin solución de continuidad funcional y organizados en torno a cronogramas de ejecución sinecológica.

Una vez ha sido establecido para el sistema planta-insecto cierta regularidad persistente entre ambos elementos, así como una relación ecológica y evolutiva entre sus ciclos vitales; será menos oportuno referirnos a la planta como el entorno del insecto. Este es solo un modo de hallarlos dispuestos en el anidamiento sinecológico como organismos individuales. En efecto, ambos organismos poseen morfologías, fisiologías, estrategias y ciclos vitales que interactúan y coevolucionan en un sistema recíproco. Las relaciones *inter-* específicas (entre distintas especies) de coevolución han sido ampliamente documentadas (Ehrlich & Raven 1964; Thompson 1989, 1999, 2014; Anderson & May 1982; Durham 1991; Baum & Singh 1994; Rosin & Belew 1997; Lewin & Volberda 1999; McNamara *et al.* 2008; Boucot 2013). Sin embargo, la atención que estas relaciones evolutivas despiertan no se ha detenido en el hecho de que la coevolución compromete a múltiples especies simbióticas. Planta e insecto son holobiontes, no se considera un exceso seguir insistiendo en ello. Al mismo tiempo planta e insecto establecen vínculos coevolutivos y están incrustados en una comunidad biológica dinámica. Las relaciones entre pares de especies están integradas en un nido complejo de relaciones funcionales y

rítmicas que se establecen entre múltiples especies las que son, a su vez, cada una de ellas, una comunidad biológica. Los organismos son comunidades: las comunidades son organismos, ¿podría haber mayor grado de reciprocidad?

Citemos el ejemplo de la construcción de agallas por parte de las larvas de las moscas *Eurosta solidaginis*. Las hembras de las moscas *E. solidaginis* insertan los huevos fertilizados en los brotes de ciertas plantas del género *Solidago*. La saliva de las larvas produce agallas en la planta, dentro de las cuales, aquellas crecen hasta alcanzar la madurez. A su vez, las larvas se ven así estimuladas a producir azúcares que permiten a la planta mejorar su rendimiento ante las bajas temperaturas. Las moscas adultas emergen y asisten a un nuevo ciclo por el cual los huevos nuevamente se fertilizan y son insertados mediante el ovopositor de las hembras en el interior del brote de la planta donde, nuevamente, las larvas se desarrollarán en las agallas que han producido. El medio ambiente y el organismo aquí no podrían definirse de un modo taxativo puesto que moscas y plantas mutuamente inducen modificaciones recíprocas bidireccionales. Por su parte, las plantas *Solidago* establecen relaciones simbióticas con un conjunto amplio de organismos que permiten su persistencia aportando en varias vías metabólicas. Lo mismo ha de decirse de las moscas, por lo que ambos organismos son más bien una comunidad.

Los organismos modifican sus entornos, pero el aspecto más relevante de esta modificación es que los entornos no son receptores pasivos de tales cambios. Este aspecto solo puede subrayarse dada nuestra perspectiva sin ecológica de la construcción de nichos. Los entornos no son en sentido alguno, externalidades abióticas. *Generalmente se insiste, desde la perspectiva de la construcción de nichos, que los organismos no son agentes pasivos en la selección natural. Lo cierto es que tampoco los son los entornos.*

Aun cuando se persista en el empeño de distinguir entre organismo y entornos, estos últimos son estructuras activas constituidas por organismos. En una pluralidad de casos el entorno es otro organismo o una comunidad de organismos, y las actividades de construcción de nichos afectan directamente a las presiones de selección que actúan sobre el organismo hospedador. Tal es el caso de los organismos pluricelulares hospedadores de una comunidad simbiótica microbiana. El holobionte es en múltiples aspectos: inmunológicos, embriológicos, neurológicos, entéricos (Turnbaugh *et al.* 2007), el producto de la construcción de nichos de comunidades biológicas conformadas por bacterias, hongos, protozoarios y bacteriófagos (Weinbauer & Rassoulzadegan 2004).

Estas comunidades constructoras de nichos son retenidas selectivamente en beneficio del hospedador o macrobio (O'Malley & Dupré 2007) aumentando su adecuación (Yeoman *et al.* 2011). Este aspecto considerado desde una perspectiva no adaptacionista, podría indicar el caso paradigmático de la representación evolutiva constructorista. A saber, el caso en la que los organismos y el entorno establecen inducciones recíprocas generando dinámicas evolutivas causalmente simétricas y bidireccionales del tipo holobiótico. Así pues, el modo simplificado de referir a estas relaciones como relaciones organismo-entorno es impreciso debido a tres razones:

1. Lo que se entiende por entorno, o bien es el producto de una construcción biológica, o bien es un organismo.
2. Las relaciones evolutivas implican la participación de múltiples organismos anidadas en múltiples niveles de organización.
3. Las relaciones entre holobiontes y entorno son ellas mismas simbióticas.

Si se añade a este tipo de actividades de construcción de nichos la advertencia de que el entorno es en cada caso un sistema *ya organizado*, esto es, producido mediante una dinámica ecoevolutiva previa, llevaremos el proceso de la construcción de nicho a una escala sinecológica. Es decir, que las actividades de construcción de nichos generan una dinámica evolutiva en la cual los organismos individuales inducen recíprocamente sobre un sistema de ejecuciones biológicas funcionalmente recíprocas y temporalmente organizadas. Más que en un entorno, los organismos evolucionan en un anidamiento funcional que vincula a múltiples organismos. Este sistema puede ser un holobionte (un organismo individual), como en el caso de las moscas y de las plantas citado arriba. O puede ser un conjunto de organismos que constituyen una comunidad biológica (metaholobionte sinecológico), como en el caso de la comunidad en la que la relación coevolutiva entre tal planta y tal insecto tiene sentido ecológico y evolutivo.

Así, tomando como punto de partida la complejidad del conjunto de relaciones que participan en la construcción de nichos estaremos más dispuestos a afrontar la construcción de los nichos más allá de las actividades *literales* de construcción (Archetti 2015), actividades que consisten literalmente en elaborar instrumentos, producir instalaciones o edificar estructuras. Asumiendo el entorno y los nichos como ámbitos de integración sinecológica podremos entender una amplia cantidad de actividades biológicas como construcción metafórica de nichos. Es decir, como actividades que no se manifiestan al

modo de instrumentos, instalaciones o estructuras (Archetti 2015), sino que se definen por procesos y relaciones funcionales recíprocas expresadas con cierta regularidad. Estas relaciones afectan directa o indirectamente a la totalidad de la comunidad biológica. Además de instrumentos, instalaciones o estructuras, casos de construcción que pueden ser descritos en términos meramente adaptacionistas, los organismos construyen relaciones funcionales, cronogramas de ejecución etológica, fenologías. La construcción no es una actividad biológica individual, sino que los entornos se construyen mediante la actividad integrada de comunidades biológicas. Son estos últimos casos de construcción (casos procesales, simbióticos y sincronizados), los que se propone aquí, han de considerarse paradigmáticos de la representación evolutiva constructiva<sup>82</sup> y se sugiere una categoría para este conjunto de procesos y actividades: *Construcción de nichos sinecológicos*.

Si entendemos el entorno como un conjunto de procesos sinecológicos, esto es, un conjunto de procesos funcionalmente recíprocos y temporalmente organizados, anidados en un sistema de relaciones simbióticas, estaremos más cerca de describir la construcción de nichos en términos de interacciones biológicas evolutivamente relevantes para la estructura sinecológica de los ecosistemas. Incorporando esta mirada sinecológica de la construcción de nichos podremos apreciar, además de las relaciones espaciales y funcionales, las relaciones temporales que estructuran los ecosistemas y podremos aproximarnos al tratamiento de la construcción de nichos temporales.

En la medida que sean así descritas las actividades de construcción de nichos estaremos refiriéndonos a un conjunto de actividades estrictamente constructivas que involucra a los casos que han sido identificados por otros autores como actividades de construcción amplia, actividades de construcción de nichos de desarrollo, o actividades de construcción metafórica de nichos.

---

<sup>82</sup> Mientras que para la visión clásica de la construcción de nichos (perspectiva constructivista) estas actividades tienen menos poder explicativo en términos de causas evolutivas.

### 2.1.3 Constructivismo social de la ciencia y construcción orgánica del medio ambiente

Específicamente la hipótesis ecológica de que el mundo externo puede ser construido mediante la acción de los organismos en el medio ambiente, se acoge a una visión constructivista (constructivismo social de la ciencia). En esta circunstancia no es inusual que algunos defensores del construccionismo de nicho, utilizando argumentos en contra del externalismo, deriven en argumentos *anti-*realistas (Godfrey-Smith 1996:141). Los trabajos pioneros sobre la construcción orgánica del medio ambiente externo ofrecen una visión fuertemente constructivista y *anti-*externalista. Según la interpretación aquí realizada, no habría motivos para considerar en ellos ninguna sugerencia –al menos explícita– de antirrealismo.

Existen sí, sugerencias de pluralidad respecto de lo que se entiende por entidades y categorías evolutivas o cuadros causales. Sin negar la existencia de las presiones de selección que actúan sobre los organismos, el construccionismo de nichos postula una relación recíprocamente causal entre organismos y medio ambiente. Los organismos a través de un cúmulo de acciones ejercen presiones que seleccionan ciertos factores ambientales. Estos factores, orgánicamente modificados, a su vez, seleccionan los rasgos biológicos de los organismos coexistentes y de sus descendientes ecológicos. Los rasgos seleccionados serán rasgos no idénticos a los rasgos que hubiesen sido seleccionados si los organismos no hubiesen participado en la construcción de sus ambientes. Modificar las presiones de selección en el sentido de la construcción del nicho, significa hacerlo de modo evolutivo, pero este modo evolutivo de selección es, a su vez, una producción biológica. No parece fácil en esta circularidad causal encontrar una causa primera u original. Definir la represa del castor, por ejemplo, como una manifestación fenotípica adaptativa expresada en el medio ambiente, es decir, un fenotipo extendido, desde la perspectiva de la construcción de nichos sería una equivocación. La represa no es un punto de llegada en la evolución del castor, sino en cierto sentido, es un punto de partida. En una secuencia de bucles causales entre construcción y herencia de nichos, *por una parte*, y selección adaptativa, *por otra*, los distintos estadios del comportamiento constructor –mientras se configuran en una secuencia estable– modifican sucesivamente el paisaje adaptativo en el que se seleccionarán los genes cuyos fenotipos contribuyen en mayor medida a la configuración del comportamiento de construir una estructura compleja. El asunto puede

parecer paradójico. Al irse construyendo la etología constructora se construía también el paisaje selectivo que facilitaba la selección del comportamiento. La secuencia de eventos que contribuyen a la construcción de la represa, en cierto sentido, recapitula la secuencia de eventos que fueron diseñando –continuamente, paso a paso, o incluso a saltos–, el paisaje adaptativo óptimo sobre el cual sería seleccionado tal comportamiento. La contribución de la totalidad de las herencias ecológicas, incluidas las culturales, es determinante para atender a esta aparente paradoja que se resuelve si aceptamos: *a)* la retroalimentación entre eventos constructivos y selectivos; *b)* la participación de herencias ecológicas, incluidas las herencias culturales, en las modificaciones y presiones de selección; y *c)* la participación de toda la holobiocenosis, y no solo la del holobionte castor, en el diseño del nicho.

El castor integra a su comunidad biológica en un comportamiento complejo que involucra muchos aspectos ontogenéticos, etológicos y fenológicos. Implica, así mismo, además de castores, a la totalidad de la comunidad biológica en la que los castores coexisten. Es conocido que los nidos o guaridas que un animal o una comunidad de animales construye son reutilizadas por otras especies cuando estas son abandonadas o incluso cohabitadas. De modo que los nidos o guaridas que construye un determinado animal pueden afectar también el rendimiento ecológico y la aptitud evolutiva de otras especies. Ciertas arañas construyen nidos que posteriormente son utilizados por insectos terrestres como sitios de hibernación. Igualmente, las represas que los castores construyen son al mismo tiempo cohabitadas por patos, por ejemplo. Las represas son un producto más o menos definido de una serie de decisiones, hábitos y ejecuciones metabólicas, ontogenéticas, etológicas y fenológicas que cada organismo –comprometido con ese ambiente particular– toma a momentos regulares de su ciclo de vida basado en preferencias, aprendizajes culturales e interpretaciones ambientales.

En su comunidad, los organismos sinecológicamente responsables de la producción de represas han ido seleccionando su entorno al heredarlo de múltiples modos y en varios estadios previos y continuos, hasta poder producirlas. Podemos suponer un modelo constructivo (constructivismo de nichos sinecológicos) para la evolución recíproca de castores y represas en el que, para empezar, antes que ríos con represas construidas existieron ríos sin ellas; y en los que, así mismo, antes de castores constructores de represas vivían antepasados de estos que no tenían la aptitud de construirlas. Una vez que los

organismos, originalmente sin rasgos seleccionados para producir represas, han seleccionado y modificado su entorno; este, retroalimentado por la actividad biológica, seleccionará rasgos adaptativos de los castores como los dientes largos, relojes circadianos, adaptaciones al agua, etc. Sin embargo, la selección que el medio ejerce sobre los organismos (primera flecha causal) es *simétrica* y *simultánea* a la construcción que el organismo efectúa sobre el medio seleccionado (segunda flecha causal). El fenotipo extendido “represa” es un proceso de la construcción continua de nichos. Una represa es una de las múltiples estructuras con alta improbabilidad de construirse por mero azar, sin la agencia de los organismos. Los dientes largos, los relojes circadianos, las adaptaciones al agua etc., en cambio, son altamente probables sobre un sistema *auto-*organizado con capacidad evolutiva.

*Conceptualizar a los organismos como constituidos por la comprensión y acción sobre su medio ambiente y al medio ambiente como constituido, en parte, por extensión fenotípica de ciertos rasgos en ciertos organismos mejorará nuestra perspectiva de la evolución.*

Los holobiontes antes *comprenden* su medio que *extienden* su fenotipo en él. La comprensión del entorno es una expresión biológica, al menos, tan evolutivamente sólida como lo es la extensión de los fenotipos. Es debido a las actividades que surgen de dicha comprensión que los organismos logran modificar los entornos selectivos de modo continuo. En los *entornos selectivos modificados* los organismos pueden, por ejemplo, construir modelos previos de represas, los cuales seleccionan estructuras previas a los fenotipos constructores de represas. Si los castores no hubiesen comprendido su ambiente en fases previas a la construcción de una represa terminada, estos no hubiesen podido extender por adaptación el fenotipo adecuado, salvo que imaginemos algo así como un gen para la construcción de represas, pues sin represa externa no hay fenotipo extendido seleccionado. Dicho de otro modo, si los castores no hubiesen modificado su ambiente en fases sucesivas previas a la construcción de una represa terminada, en estas fases no se hubiesen generado las presiones ambientales para seleccionar genes constructores de represas. Lo cierto es que no existen genes aislados para construir represas como tampoco existen represas que seleccionen a castores constructores. Ni estos ni aquellas han sido producidos *ab initio* y de una sola vez, sino mediante pasos continuos y sucesivos –no

necesariamente graduales— de retroalimentación entre modificación y selección biológica de los ambientes y selección natural de los organismos holobiontes.

Mientras que la selección natural restringe el número de variaciones genéticas que pasarán a la siguiente generación; la construcción biológica del entorno aumenta el número de posibles elecciones que podrán tomarse en determinado contexto selectivo. Los organismos modifican sus entornos y subsecuentemente los entornos expresan presiones de selección sobre los rasgos específicos. La expresión de estos rasgos modificará, así mismo y de modo particular, los entornos en una serie de eventos causales recíprocos entre organismos y entornos fluviales. Represas y castores son un aspecto particular y limitado de todo el ecosistema fluvial. La construcción del nicho fluvial en cualquiera de los estadios previos a la construcción de represas es de suponerse, no era un evento exclusivo de los castores, sino una construcción sinecológica de un elevado número de organismos. Tampoco la selección del ambiente es exclusiva para organismos que, como los castores, dispongan de genes para construir represas, el medio ambiente fluvial seleccionaría aleatoriamente a porciones de las comunidades biológicas. Es por una retroalimentación de facultades recíprocamente adquiridas en función de la acción sobre el ambiente fluvial que los castores: *a)* comprenden el medio, *b)* modifican el número y el alcance de sus posibles acciones sobre el contexto selectivo sinecológico, a la vez que, *c)* extienden el fenotipo de sus genes en forma de represa.

Es importante mantener todos los elementos explicativos. Lo sinecológicamente relevante en la construcción de las represas se corresponde con aspectos que no se incluyen en las interpretaciones estándar. La represa es construida por una comunidad amplia de holobiontes que incluye a los árboles que ofrecen la madera, los organismos que habitan entre las piedras, en la orilla, los organismos natátiles y en definitiva, a toda la comunidad biológica que participa ecológicamente del río en los ritmos diurnos y estacionales que este impone. Resultaría inadecuado considerar a la represa como el fenotipo extendido de los árboles de la ribera, solo porque es con su madera que estas se construyen. Pero hemos de considerar algo tan absurdo como la afirmación anterior, el hecho de pensar que la represa solo concierne a la actividad constructora del castor —en aislamiento funcional de sus sistema sinecológico—. Este aspecto (el sinecológico) no es canónico en la interpretación clásica de la construcción de nichos. No solo es necesario reemplazar la visión estandarizada por una visión de dependencia mutua, tanto causal como ontológica, entre

organismos y entornos (Godfrey-Smith 1996); es necesario además, subrayar que tal dependencia implica un mutualismo entre comunidades y entornos modificados por comunidades.

La perspectiva sinecológica de la construcción de nichos resalta la causalidad evolutiva en los circuitos de inducción recíproca de relaciones ecológicas. Se reconoce aquí la importancia de los sesgos filogenéticos, así como la importancia evolutiva de los procesos de selección, herencia y variabilidad genética. Sin embargo, postulo que estos no son prioritarios, sino complementarios a las actividades de construcción de nichos sinecológicos. Aunque la TCN supone también la complementariedad entre su programa de investigación construccionista y el programa de investigación adaptacionista, dicha complementariedad solo se aplica a casos muy específicos de construcción de nichos en los que por cierto, la TCN no aporta significativamente más que la perspectiva del fenotipo extendido.

En la Representación Construccional aquí presentada resultan en cambio, fundamentales, las relaciones de coexistencia sinecológica y los canales de herencia no genética, los cuales efectivamente complementan los aspectos que el adaptacionismo no incluye en su agenda de estudio. La coexistencia es una condición de posibilidad para la construcción de los entornos, la cual organiza funcionalmente las actividades de los organismos y las distribuye en cronogramas de ejecución simbiótica. Tomemos a este como un ejemplo a partir del cual podemos evaluar diferencias claves entre el construccionismo de nichos y el adaptacionismo, a la vez que justificamos la sugerencia de que el construccionismo de nichos no implica el antirrealismo. Existe una coexistencia real de la herencia ecológica y la herencia genética cuya interacción permite la selección natural. Se asume evidentemente una perspectiva pluralista. Un modo de ejercer este pluralismo es no perder de vista a la comunidad biológica mientras operamos con conceptos filogenéticos. Clados y comunidades deben verse como niveles explicativos de distintas perspectivas evolutivas.

El construccionismo de nichos, sin negar la existencia de los clados, admite que en su estructuración participan una serie de procesos comunitarios. Los clados de holobiontes pueden estar estructurados debido a los compromisos simbióticos sostenidos a lo largo de los procesos *macro*- evolutivos. Se considera al holobionte como ejemplo de esto. Existe evidencia de que las relaciones de la comunidad microbiana recapitulan la filogenia del

anfitrión<sup>83</sup>. Los acuerdos simbióticos microbianos dejan una huella profunda en la filogenia y la sinecología de los organismos.

Los procesos simbióticos que estructuran los clados están relacionados simétricamente con aquellos procesos que modifican la estructuración de las comunidades por medio de la construcción de nichos. La estructura de los clados se infiere típicamente de homologías. La estructura de las comunidades, por lo menos desde la perspectiva que aquí se define, se deduce de las relaciones recíprocas entre organismos. Las relaciones simbióticas posibilitan la coexistencia y el aumento de la complejidad de la comunidad, entendida esta, como la producción de acuerdos simbióticos y ritmos fenológicos. Clados y comunidades, son perspectivas postuladas según agendas de investigación diferentes, aceptar una de ellas con arreglo a una interpretación evolutiva de los organismos no implica negar a la otra, tal y como sugiere el desarrollo de las ciencias biológicas durante las últimas dos décadas (Lim & Bordenstein 2020).

Los clados no son entidades teóricas más reales que las comunidades, sino entidades determinadas por las asunciones de una representación evolutiva en la que para empezar, se establecen criterios particulares de semejanza y diferencia biológica. Identificar como semejantes o diferentes a dos estructuras que se encuentran en dos organismos distintos, exige evadir el error inducido por las semejanzas evidentes, morfológicas y funcionales, que podrían resultar aparentes y no reales. La semejanza de las formas solo puede poseer una fundamentación y es darwiniana: semejanza dentro de comunidades de descendencia.

Si en lugar de ello, estableciéramos los criterios de semejanza y diferencia en consideración a las relaciones ecológicas, los clados serían menos útiles que las comunidades. No elaboraríamos una agenda de preguntas especializada en rastrear vínculos filogenéticos mediante homologías, sino que indagaríamos en las relaciones funcionales y rítmicas que surgen de la coexistencia ecológica. No son comunidades de descendencia las que construyen el medio ambiente, sino las comunidades de *coexistencia e interdependencia funcional*. Una vez que admitimos el construccionismo de nichos no estamos condicionados a la mención de un clado, o de un solo organismo, o de una sola población; sino persuadidos a implicar en mayor o menor medida a todos los elementos posibles de la comunidad. Son las comunidades las que construyen su entorno y modifican

---

<sup>83</sup>“(...) microbial community relationships that recapitulate the phylogeny of their host.” Lim & Bordenstein 2020:1

con ello las presiones de selección para toda la comunidad. Por ello no hablaré de *organismos constructores*, sino de *comunidades de construcción*. Retomando el ejemplo anterior, la represa es la expresión del trabajo de toda una comunidad y se halla en correspondencia recíproca con todos los elementos del ecosistema fluvial, por cuanto en ella, el paisaje adaptativo de la comunidad se ve afectado. Tal es el aspecto más relevante de la teoría de *construcción de nichos sinecológicos*.

La coexistencia funcionalmente recíproca y temporalmente organizada de todos los elementos de la comunidad y no exclusivamente la divergencia de los linajes en un tiempo geológico diacrónico, fundamentan la perspectiva sinecológica de la construcción de nichos. Por supuesto, esta perspectiva comparte conceptos con la perspectiva filogenética. El concepto de convergencia ecológica u homoplasia, por ejemplo, deriva del concepto de divergencia filogenética u homología. Solo podemos hablar de convergencias ecológicas, tan importantes para la visión sinecológica, si somos capaces de reconocerlas como tales y para ello es necesario utilizar los criterios de homología que la perspectiva estándar de la teoría evolutiva provee.

Ahora bien, para evitar la confusión en el uso del término *construccionismo* diferenciaré tanto la interpretación filosófica (construccionismo social de la ciencia) como la interpretación evolutiva canónica (construccionismo de nichos) de la representación sinecológica de la evolución. Por ello, llamaré ***Representación evolutiva construccional (REC)*** a la teoría de construcción de nichos que interpreta la evolución y la ecología de las comunidades biológicas en cualquiera de sus tres niveles (comunidad de microorganismos ambientales, holobiontes y holobiocenosis), como el resultado conjunto de la construcción comunitaria de entornos vivientes que modifican el paisaje adaptativo sinecológico. La REC se diferencia de la interpretación construccionista clásica (Odling-Smee *et al.* 2003) debido a que incorpora algunas “enmiendas” en sus aspectos más relevantes:

a) No solamente se elimina la consideración del medio ambiente como “dispositivo de referencia” externo para la evolución adaptativa de los organismos (Odling-Smee 1983; 2010:178). Se elimina además la conceptualización de medio ambiente como una entidad distinta de las entidades vivientes. Los entornos son en todos los casos comunidades vivientes como selvas, bosques, tundras, praderas, taigas, arrecifes de coral, manglares, etc., órganos y tejidos en animales y vegetales; así como sustratos biológicamente modificados en los que habitan comunidades de microorganismos.

b) Los organismos construyen el medio ambiente selectivo en el que serán seleccionados sustituyendo con ello el externalismo por el interaccionismo y añadiendo otra flecha causal al proceso evolutivo (Godfrey-Smith 1996; Chase & Lebold 2003; Odling-Smee 2010). Sin embargo, los organismos no ejecutan sus actividades constructivas en independencia de las comunidades microbianas (tanto microbiota como microrganismos del medio); sino que dependen de ellas directa o indirectamente para llevarlas a cabo.

c) La teoría estándar de la construcción de nichos distingue entre el medio ambiente y el nicho (Odling-Smee 2010:180). El medio ambiente selectivo, modificado por los organismos, es el nicho en construcción relativo a cada organismo. Aquí interpreto el nicho sinecológico como un anidamiento de procesos simbióticos, funcionalmente recíprocos y temporalmente organizados. En medio de estas funciones anidadas, un holobionte coexiste con sus socios evolutivos estableciendo acuerdos recíprocos y cronogramas de interacción simbiótica. El nicho es la expresión sinecológica de una comunidad que persiste con acuerdos simbióticos y ritmos de coexistencia.

d) La REC modifica la metáfora de la maquinaria evolutiva, en esta, la evolución de los organismos implica a una serie de procesos *cuasi*- independientes (variabilidad, selección y herencia). Al asumir su plena *co*- dependencia (Uller & Helanterä 2019) podemos tomar como causas evolutivas a las herencias ecológicas y culturales, así como a los rasgos variables –no meramente morfológicos o genéticos– como son los rasgos fenológicos (*vid.* 3.2). De modo que los ritmos y la variación rítmica, por la cual se desarrollan los compromisos simbióticos de una comunidad, son evolutivamente relevantes.

En resumen, la ***Representación evolutiva construccional (REC)*** difiere del construccionismo de nichos propuesto por TCN en: 1) las actividades de construcción de nichos son llevadas a cabo por comunidades de construcción; 2) que son capaces de modificar aspectos simbióticos y fenológicos de la holobiocenosis; y 3) las consecuencias evolutivas de las actividades de construcción de nichos se distribuyen en la totalidad del metaholobionte sinecológico produciendo o modificando relaciones simbióticas y fenológicas.

## 2.2 Modificación sinecológica de los entornos

En este apartado se ofrecerá un visión construccional de la evolución. En ella cobran relevancia las relaciones simbióticas y fenológicas que las comunidades de organismos modifican por medio de actividades de construcción de nichos sinecológicos. Se evaluarán distintos modos de diversidad biológica para establecer diferencias. *Por una parte*, se encuentra la variabilidad de rasgos morfogénéticos y la diversidad de rasgos funcionales, simbióticos o fenológicos. *Por otra parte*, se encuentran clados y comunidades. *El parámetro que se utilice para evaluar la variabilidad fenotípica y la diversidad biológica determina nuestra representación de la evolución y ecología.* Señalaré que existen rasgos sinecológicos que no deben definirse con criterios evolutivos estándar y que demandan una representación sinecológica de la evolución.

En *primer lugar* (*vid.* 2.2.1) fundamentaré mi exposición sobre la idea de que la modificación de los ambientes es una actividad biológica ubicua en los procesos evolutivos. Mientras evolucionan, las comunidades de organismos (holobiontes o metaholobiontes) modifican sus relaciones espaciales, funcionales y temporales con el entorno en el que serán seleccionados acuerdos funcionales (relaciones simbióticas) y acuerdos temporales (relaciones fenológicas). *La construcción de nichos sinecológicos ha operado desde el origen de la evolución biológica en la Tierra y remite a ejemplos que no se agotan ni son excepcionales con relación al caso de las construcciones de nichos humanas.* La diversidad biológica es el resultado acumulado de la actividad constructora de comunidades biológicas actuando sobre otras comunidades biológicas. Los simbiotes y holobiontes actuando sobre los entornos, vivientes ellos mismos, modifican funciones ecológicas. Sin embargo, no podemos evaluar la evolución utilizando solamente el parámetro estándar de variabilidad fenotípica (variaciones de rasgos morfogénéticos) ni de diversidad biológica (número de especies).

Como se ha visto más arriba (*vid.* 1.3.1), la individualidad biológica queda difuminada en el anidamiento sinecológico y dónde señalamos a una especie estamos funcionalmente refiriendo a una comunidad que solo persiste mientras en ella se desarrollen los acuerdos simbióticos, conforme a un ritmo de ejecución recíproca. Hay una diversidad de funciones, de relaciones simbióticas, de ciclos biológicos anidados. Existe también una diversidad de fenologías. Este conjunto de diversidades aporta variabilidad y plasticidad a procesos

colectivos que evolucionan por selección natural, a la vez que se modifican biológicamente mediante construcción comunitaria de los nichos.

En *segundo lugar* (*vid.* 2.2.2) revisaré mediante un ejemplo, cómo es que las sucesiones ecológicas son análogos sinecológicos de los eventos *macro-* evolutivos de producción de linajes. Desde la Representación Sinecológica de la Teoría evolutiva (RSTE) lo destacable del dinamismo evolutivo es que, mediante su acción en el medio los organismos producen condiciones de posibilidad físicas, espaciales y temporales para la coexistencia de un mayor número de funciones rítmicas y recíprocas. Sugiero entender la evolución como la producción de acuerdos simbióticos comunitarios, los cuales, son posibilitados por la acción constructora recíproca entre comunidades y entornos.

### 2.2.1 Modificación del ambiente, roles ecológicos y división de nichos

Modificar el medio ambiente es una actividad biológica común a todas las formas vivas. En el desarrollo de su ciclo vital todo organismo modifica las relaciones espaciales, funcionales y temporales con el entorno (McFall-Ngai *et al.* 2005, 2013; Dupré & O'Malley 2009; Douglas 2010; Bosch & Miller 2016). Es difícil imaginar un escenario terrestre actual abiótico. Incluso, en caso de existir, no podría concebirse como una cápsula aislada, al estar constantemente modificado, directa o indirectamente, por el dinamismo termodinámico recíproco entre las masas de la biosfera, atmósfera, litosfera e hidrosfera. Bajo el influjo de la radiación solar los aspectos *bio-geo-* climáticos modifican todos los ambientes del planeta. Así mismo, en sus orígenes, la Tierra se conformó y estabilizó como un planeta sin organismos, durante al menos 500 millones de años no se produjo ninguna forma de vida. La evidencia de la más temprana forma biológica la proporciona la datación de estructuras rocosas fósiles de origen bacteriano (estromatolitos) y respalda la suposición de que la vida comenzó entre el final del Hádico<sup>84</sup> (Awramik 1992) y el comienzo del Arcaico<sup>85</sup> (Easton 1998; Dodd *et al.* 2017). La vida se inició en un periodo temprano posterior a la formación de la Luna, las masas de tierra y los océanos primitivos (Lunine 2006), hace, entre 4.500 y 4.000 millones de años. Durante los primeros 2.500 millones de años (cerca del 80% de su existencia) las formas de vida se reproducían de modo asexual y los genes se transferían lateralmente entre organismos relacionados de modo distante (Butterfield 2000; Dupré 2017:5), la reproducción asexual es un rasgo que persiste en el 99% de las especies actuales.

Desde su origen, según sugiere el registro geopaleontológico, el número de especies que han existido alguna vez y que existen actualmente, sin contar con las especies de organismos microbianos, consistiría en alrededor de 5.000 millones de especies (McKinney 1997). El 99% de todas estas especies se encuentran extintas (Stearns & Stearns 2000). A lo largo de cinco episodios de extinción masiva, la Tierra ha sido construida biológicamente y arrasada por cataclismos. Según algunas apreciaciones actualmente coexisten en el planeta alrededor de 10 millones de especies (Mora *et al.* 2011; Miller & Spoolman 2012). Este número incluye a animales, hongos, plantas, protozoos, algas y mohos, pero no bacterias ni arqueas. Se estima que la Tierra alberga alrededor de 1.000

---

<sup>84</sup> Entre 4.54 a 4 Giga-años.

<sup>85</sup> Entre 4 y 2.5 mil millones de años.

millones de especies microbianas (Locey & Lennon 2016). Estas cifras<sup>86</sup> indican que la biología es, por antonomasia, la ciencia de la diversidad (*cf.* Haldane 1949:248; Crick 1988:138). De cero<sup>87</sup> a 5.000 millones de especies y el punto de partida solo superado en 500 millones de años por el origen del planeta Tierra lo que significa que durante el 89% de su existencia nuestro planeta ha sido hábitat de vivientes.

Aquí se propone que *existen aspectos evolutivos que no pueden describirse ni explicarse adecuadamente en ausencia de una perspectiva sinecológica*. Existe un acuerdo tácito entre biólogos evolucionistas, ecólogos y biólogos del desarrollo: resulta necesario incorporar causas ecológicas a la evolución (MacColl 2011) para establecer una síntesis entre sinecología, biología del desarrollo y biología evolutiva (Jones & Lawton 1995; Johnson & Stinchcombe 2007; West-Eberhard 2003; Odling-Smee *et al.* 2003; Laland *et al.* 2008). No obstante, más necesario aún es establecer los términos de esta propuesta o supuesta síntesis, que no es posible reducir, en su complejidad, a una mera aplicación de la representación estándar de la teoría evolutiva (RETE), o de la genética de poblaciones.

Pensemos, por ejemplo, en el canto de las aves. Se trata de un conjunto de procesos anidados que expresan y definen una función del ecosistema: la de su paisaje acústico. Casi la mitad de las más de 10 mil especies de pájaros conocidas son aves cantoras (Steinert 2020) que ejecutan sus cantos modificando el paisaje acústico en interpretación de un contexto sinecológico. Un pájaro cantor típico produce su canto entre 1000 y 2500 veces al día como ejecución de múltiples funciones ecológicas y adaptativas: permite la delimitación de los territorios; promueve la selección sexual durante el cortejo y apareamiento; sirve como lenguaje *inter-* e *intra-* específico y facilita el aprendizaje cultural llegando a producirse casos de aprendizaje o imitación de nuevas y múltiples melodías. La complejidad del canto depende del contexto y la duración del sonido producido. El rango de audición y de frecuencia son altamente variables. Así mismo, el momento del desarrollo postembrionario en el cual los pájaros aprenden nuevas canciones varía entre las especies. Los gorriones de corona blanca (*Zonotrichia leucophrys*) tienen un margen de tiempo limitado, de apenas unos meses después de la eclosión, para aprender sus canciones; mientras que los estorninos europeos (*Sturnus vulgaris*) y los canarios

---

<sup>86</sup> Las cifras han sido redondeadas a fin de facilitar entre ellas la idea de sus proporciones.

<sup>87</sup> Siendo estrictos el punto de partida de la evolución darwiniana es una población hipotética de individuos conocida como cenancestro; el último ancestro común universal de la vida: LUCA (Last Universal Common Ancestor).

(*Serinus canaria*) pueden modificar su repertorio musical aprendiendo nuevas canciones durante toda su vida y en ciertas temporadas. Los thrashers marrones (*Toxostoma rufum*) pueden reproducir alrededor de 2000 melodías diferentes aprendidas a lo largo de sus vidas (Wada 2010).

Aunque en general el canto de las aves es producido por un órgano especializado (la siringe) existen casos de convergencia morfológica y mecanicista con la estridulación de los artrópodos. Tal es el caso de los saltarines alitorcidos macho (*Machaeropterus deliciosus*) que producen sonidos mediante un mecanismo de violín que construyen con un grupo de plumas especializadas soportada sobre una estructura ósea modificada en los huesos del ala (Bostwick & Prum 2005; Bostwick *et al.* 2012). Análogos del canto se producen en una amplia variedad de aves que utilizan su pico, patas o alas para producir sonidos instintivos no vocales ni melodiosos, como por ejemplo, palomas, buitres y cigüeñas. No solo los machos cantan. Dependiendo de la latitud geográfica pueden ser las hembras quienes entonen melodías o incluso pueden cantar a dúo con los machos. Ni la exclusión competitiva ni el adaptacionismo o la genética de poblaciones, por sí solos, pueden describir y explicar los “finamente ajustados” y aflautados trinos en el canto de una oropéndola (*Oriolus oriolus*). Si no se consideran los aspectos sinecológicos que modifican el desarrollo, el comportamiento, la transmisión cultural (Thorpe 1958; Marler 1970) y el lenguaje de las aves (Hailman & Ficken 1986; Marcus 2006), cualquier descripción restringida a la perspectiva estándar de la evolución, modelará una explicación sesgada. Algunos de estos aspectos sinecológicos implican a los socios evolutivos que tienen las aves en sus nichos, pero además, a la microbiota simbiote asociada, así como a la diversidad de organismos que habitan en órganos internos y la microbiota que media entre las aves y los demás holobiontes de su entorno.

Una perspectiva estandarizada estrecha que excluya marcos teóricos como la bioclimatología, la fenología y el aprendizaje animal, no puede aspirar a describir sobre la base de una yuxtaposición de homologías cómo es que, por ejemplo, los estorninos (*Sturnus vulgaris*), que imitan con destreza el canto de las oropéndolas, anuncian el invierno con una murmuración que se despliega en el cielo formando bandadas extremadamente organizadas; mientras que las oropéndolas resuenan “por encima de todos los cantos del bosque” (SEO 2020) en las primeras mañanas de la primavera. Los estorninos ejecutan danzas aéreas estacionales debido a que en su conjunto estos interpretan

embriológica, etológica y socialmente un contexto ambiental particular apropiándose de él de un modo creativo, del mismo modo, que los coreógrafos y bailarines se apropian de una composición musical para producir una función de danza. Aquí se están citando aspectos climatológicos, biometeorológicos, etológicos y culturales que demandan nuevos niveles de explicación evolutiva.

El compositor y ornitólogo francés O. Messiaen (1908-1992) escribió: “Los pájaros son músicos: primero escuchan las gotas de agua y los silbidos del viento y luego cantan”. Podríamos añadir que los pájaros persisten sinecológicamente y expresan en cada una de sus actividades la *fenología* y la *simbiología* del su holobiocenosis. Por ello, en el canto de un pájaro matutino se expresa, además de los acuerdos reproductivos *conespecíficos* (de los individuos de la misma especie), la fenología y simbiología misma del nicho acústico que comparten todos los vivientes que coexistan: los insectos, los depredadores, los árboles, los herbívoros, los polinizadores, etc. La estructura del paisaje sonoro, declarado por el canto de un pájaro puede representar una muestra de la funcionalidad del sistema sinecológico (*cf.* Wrightson 2000; Kumar 2003; Chronister *et al.* 2021).

El canto de las aves se ajusta ante variaciones del paisaje acústico. Un caso extremo sucede ante la modificación antrópica del paisaje acústico en zonas urbanas. El ruido antropogénico afecta negativamente la asociación, distribución y reproducción de crustáceos (Tidau & Briffa 2019), mamíferos marinos (Bas *et al.* 2017) y las aves. Las especies de aves que dependen de canciones de frecuencias más bajas para mediar en conflictos de territorio y atraer parejas para el apareamiento, son especialmente sensibles por lo que las aves cantoras utilizan registros cada vez más altos (Slabbekoorn 2013). Estas modificaciones en el canto están relacionadas, tal y como indica Messiaen con aquello que los pájaros escuchan; como el ruido de los motores o la barahúnda generalizada de las ciudades. Las modulaciones del canto no relacionadas de modo marcado con la filogenia desencadenan efectos más importantes, como por ejemplo, la tolerancia al ruido urbano; que aquellos efectos desatados mediante la expresión de rasgos fenotípicos con marcada estructura filogenética (Cardoso 2014). Mediante cambios en el registro de su canto, las aves pueden reconstruir su paisaje sonoro de modo creativo. Esta creatividad del canto de las aves es una expresión de su *comprensión sinecológica del entorno*, no meramente una extensión de rasgos fenotípicos aislados. Las aves primero interpretan la totalidad de sus nichos acústicos y luego los expresan mediante actividades que modifican al mismo tiempo

tales nichos. Estos patrones en la estructura sinecológica, además de estimular evocaciones poéticas o musicales son patrones *bio-* producidos mediante la construcción y herencia de nichos sinecológicos, culturales y temporales o fenológicos. El canto de las aves es una construcción sinecológica en cada caso analógica a la ejecución en un concierto para los instrumentos musicales, quizá por eso la innovación creativa del compositor finlandés E. Rautavaara en su *Cantus Arcticus* (1972) consistió, no en imitar con instrumentos el canto de las aves que habitaban en las zonas pantanosas de su tierra natal en las inmediaciones del círculo polar ártico, sino en ensamblar el sonido grabado directamente en el campo en su *Concierto de pájaros y orquesta*.

Intentar un marco de explicación meramente adaptativo para dar cuenta de la dinámica etológica, cultural y fenológica entre oropéndolas y alondras, resulta igual de problemático o simplista que explicar, en los mismos términos, la inspiración que por el canto de una oropéndola llevó Ludwig van Beethoven a componer el famoso *motivo del destino* de su Sinfonía N° 5; o explicar el homenaje que Mozart rinde a la oropéndola que tenía por mascota en todo un movimiento de su concierto para piano n.º 17<sup>88</sup>.

Los pájaros cantores han sido tomados aquí como un ejemplo notable de modulación activa del paisaje sinecológico, pero su canto es solo una de las múltiples expresiones de la fenología del sistema. Los estorninos que según he dicho antes son aves cantoras, expresan su fenología, además, al ejecutar danzas aéreas primaverales sumamente organizadas. De estas danzas no podrá decirse sin incurrir en una exageración que son manifestaciones determinadas por la estructura genética de su población, pues en la danza concursan multitud de aspectos relacionados con contextos sinecológicos, meteorológicos y climáticos. La experiencia cotidiana de los seres humanos también se nutre del contexto ambiental y se ve estéticamente potenciada por las particularidades climáticas que traen los días según las estaciones del año (Saito 2005). Los seres humanos se apropian creativamente de su entorno (Dillard, 1974; Sartwell 1995; Saito 2005), lo modifican y experimentan las consecuencias evolutivas de su participación en el paisaje adaptativo. Siendo esto así, no hay motivos ni filosóficos ni científicos para negar la participación creativa, no determinada estrictamente por mecanismos genéticos, de los organismos en su entorno. Todo lo contrario, existe una cantidad creciente de información tanto experimental como especulativa sobre eventos etológicos complejos y manifestaciones de inteligencia

---

<sup>88</sup> K. 453 Mozart Piano Concerto No. 17 in G major, III Allegretto - Presto

en organismos como plantas y hongos (Trewavas 2003, 2005, 2017; Firm 2004; Struik *et al.* 2008; Marder 2012; Reid & Latty 2016; Calvo 2016; Calvo & Trewavas 2020). Todos los vivientes anidados en relaciones recíprocas materiales, funcionales, espaciales y temporales han de interpretar su nicho sinecológico y ejecutar acciones respectivas que les permitan promover o contrarrestar cambios en el entorno. Los comportamientos, metabolismos y fisiologías responden de modo generalizado al entorno viviente, al tiempo meteorológico y la climatología del sistema.

Definir la danza aérea primaveral de los estorninos en base exclusiva a la perspectiva de los genes consistiría en un reduccionismo semejante a afirmar que las coreografías de *El lago de los cisnes* (Reisinger 1877), o de *El pájaro del fuego* (Fokine 1910), sean cada vez que se ejecuten una extensión, sin más, de las partituras escritas por Tchaikovsky o Stravinski, pues son estos quienes compusieron, respectivamente, la música que inspiró estas danzas. Lo cierto es que la danza está montada de modo creativo en la composición musical de la que se inspira. Hay un motivo pertinente para citar estas analogías. En general, la construcción de nichos por los humanos es indiscutible, pero se observa mayor escepticismo acerca de los organismos no humanos.

Debido a cierto antropocentrismo de la escala natural, las consecuencias evolutivas de la construcción de nichos se subestiman. Se acepta sin reticencias que las lombrices (Orden: *Crassiditellata*) participan de su entorno evolutivo, pero cuesta admitir (para nuestra visión heredada de la evolución) que, al hacerlo, las lombrices construyen su historia evolutiva; así como la historia y desarrollo evolutivo de los organismos coexistentes. Sin embargo, las lombrices u oligoquetos son tan eficientes como los humanos al definir su evolución y no solo en términos fisicoquímicos. Las lombrices de tierra son constructores poderosos del paisaje ecológico. Cada una de las más de 6000 especies de oligoquetos (lombrices) modifica y ejerce su nicho de modo considerablemente diferente en cuanto a sus preferencias de hábitat y alimentación (Bouche 1977; Bohlen *et al.* 2004; Laland & Chiu 2021). Las lombrices de tierra mantienen una estrategia común: lejos de adaptarse evolutivamente durante cientos de millones de años a un medio ecológico *in-* adecuado (conservan en tierra la anatomía y fisiología básica de los gusanos de agua dulce de los cuales evolucionaron), las lombrices fabrican un mundo acuático en el suelo (Li *et al.* 2020). Debido a que producen grandes cantidades de orina diluida (tal y como sucede con la mayoría de los animales de agua dulce), las lombrices son vulnerables a la desecación.

Los túneles y galerías que las lombrices excavan vuelven más negativo el potencial matricial del suelo, lo que facilita mantener el agua disponible para la reposición del agua excretada. El modo en que las lombrices de tierra sesgan el paisaje adaptativo las convierte en organismos fundamentales del ecosistema. No obstante, esta enorme capacidad para modificar paisajes es peligrosa si converge con la no menos eficiente capacidad humana de introducir especies. Las lombrices introducidas por los colonos europeos durante los siglos XVI y XVII se han propagado dramáticamente en Norteamérica (Hendrix & Bohlen 2002; Hale *et al.* 2005). Han invadido bosques caducifolios en los que alteran las propiedades fisicoquímicas del suelo e introducen inestabilidad en los compromisos de coexistencia entre plantas y animales nativos (Eisenhauer *et al.* 2010).

Mediante sus actividades de construcción de nicho este tipo de gusanos anélidos modifica las tasas en los ciclos de los nutrientes acelerando la descomposición de materiales vegetales (Szlavec *et al.* 2006; Sackett *et al.* 2013; Ewing *et al.* 2015). Cambiando la estructura física del suelo, las lombrices hacen que aumente la aireación y el drenaje (Capowiez *et al.* 2014). La diversidad de plantas nativas disminuye a medida que aumenta el número de grupos ecológicos de lombrices introducidas; así mismo, la diversidad de invertebrados autóctonos disminuye medida que aumenta la biomasa de estos anélidos (Nuzzo *et al.* 2009; Craven *et al.* 2017). La construcción de nichos de las lombrices promueve la invasión y proliferación de bacterias, arbustos y mamíferos. Al promover el crecimiento de arbustos invasores las lombrices retroalimentan positivamente su aptitud biológica, pues los arbustos invasores promueven recíprocamente el crecimiento de las poblaciones de lombrices de tierra (Craven *et al.* 2017). El sesgo que las actividades de las lombrices producen en los bancos de semillas del ecosistema promueve relaciones mutualistas con animales que se benefician de estos y que promueven, a su vez, la actividad de las lombrices. La diversidad de especies de estos anélidos se correlaciona con su biomasa total, lo que sugiere que en la construcción de nichos las lombrices benefician la instalación de poblaciones estables de otras especies lo que impide la recuperación del suelo del bosque (Hale *et al.* 2005). Las invasiones de lombrices desencadenan cascadas ecológicas aceleradas que repercuten en los sistemas forestales, de allí que sean la principal fuerza impulsora de los cambios en las comunidades de plantas forestales de América del Norte (Nuzzo *et al.* 2009).

Las lombrices determinan el balance de los gases de efecto invernadero. Si bien al construir su nicho sinecológicamente ajustado, las lombrices estimulan el secuestro de carbono en el suelo; al degradar las capas superficiales de los sumideros del suelo boscoso estas ejercen un efecto contrario y liberan a los principales gases de efecto invernadero (Lubbers *et al.* 2013). Al igual que en seres humanos, en la construcción de su nicho, las lombrices ocasionan efectos sinecológicos profundos. En su medio ambiente natural los organismos constructores mantienen sus actividades en un dinamismo estabilizado por la totalidad de los compromisos simbióticos y ritmos fenológicos, mas, desajustadas de su comunidad sinecológica autóctona las actividades de construcción de nichos de las lombrices desatan consecuencias que contribuyen al calentamiento global (Laland & Chiu 2021). La introducción de especies invasoras es considerada uno de los aspectos más fuertes que impulsan el cambio ambiental a nivel mundial teniendo efectos profundos sobre la biodiversidad, los procesos, las funciones y los servicios de los ecosistemas (Murphy & Romanuk 2014; Walsh *et al.* 2016).

Es evidente que las actividades de construcción de nichos de las lombrices tienen un amplio impacto ecológico que *mutatis mutandis* es tan amplio como la construcción de nichos humana, de la que no difiere en cuando a naturaleza, sino en grado o magnitud.

Así, resulta adecuado considerar estas actividades biológicas como parte de un conjunto de procesos comunes a la totalidad de la vida otorgando a estos la misma importancia que tienen las actividades humanas. Aunque existan diferencias de grado no existen motivos para considerar aspectos ecológicos y evolutivos de distinta naturaleza a los que actúan en el ser humano. Por lo que, partiendo de esta premisa sinecológica es de suponer que, al igual que los seres humanos, todos los organismos construyen nichos sinecológicos, fenológicos e igualmente construyen nichos culturales y epistémicos analógicos a los nichos humanos. La clave de esta búsqueda recae en la naturaleza analógica de los nichos culturales y epistémicos de otros organismos vivientes.

Nadie negaría que el ser humano evoluciona en el seno de la cultura que hereda y construye (Malinowski 1944; Montagu 1962, 1968; Boyd & Richerson 1985; Laland & Brown 2006). La cultura humana constituye el “medio más poderoso de adaptación del hombre a sus entornos”<sup>89</sup>. La dinámica evolutiva está constituida por “procesos familiares

---

<sup>89</sup> “Man's most powerful means of adaptation to his environments is learned and acquired knowledge, the ability to choose consciously and to create new environments, in short his culture.” Dobzhansky 1959:354

a lo largo del mundo viviente” (Dobzhansky & Montagu 1962:149); mientras que la evolución humana implica necesariamente procesos de selección cultural. Las presiones de selección que actúan sobre el ser humano están siendo diseñadas constantemente por sus modos social y cultural. Se incluyen en estos modos el legado de bibliotecas, la construcción de centrales nucleares e interferómetros de ondas gravitatorias; así como la posible terraformación de Marte o la oferta de vuelos comerciales a la Luna. Pero la construcción de nichos no puede medirse utilizando un solo patrón, pues con el rasero tecnológico no podríamos apreciar la construcción del ecosistema por parte de las lombrices o el diseño del paisaje acústico por parte de las aves canoras. Tampoco podemos medir la evolución cultural utilizando nuestro concepto de escuelas o bibliotecas públicas, pues con ello ignoraríamos los patrimonios culturales de insectos y mamíferos eusociales. Subestimamos bajo este *estatus de evidencia* de construcción de nichos humana, múltiples casos de CN animales, que implican la herencia cultural, el aprendizaje y sus consecuencias evolutivas.

Existen canales de herencia paralelos al canal de herencia genético relacionados con el aprendizaje que operan en una amplia cantidad de casos, por ejemplo, la CN por reubicación (*vid.* 2.3.1). Muchos animales migran y con ello contrarrestan los cambios ambientales estacionales (Odling-Smee *et al.* 2013) y existen casos en los cuales este proceso implica un circuito complejo de aprendizaje y herencia ambiental. Mediante estas presiones los *organismos* que se desarrollan socialmente modulan sus acciones y habitúan sus preferencias inducidos por el comportamiento de sus sociedades. Es necesario hacer esta afirmación no en el contexto de las homologías, concepto fundamental de la teoría estándar, sino en el contexto de las analogías o convergencias evolutivas (homoplasias) etológicas y fenológicas. Es decir, aquellos rasgos que –como las alas de las aves y de los insectos– no provienen de un mismo antecesor común, sino que se han originado independientemente en cada grupo como adaptaciones semejantes a una misma función: la del vuelo. Los organismos convergen ecológicamente en funciones semejantes por medios novedosos y sus productos evolutivos son análogos entre sí. Un ejemplo de esto son el desarrollo convergente de la agricultura y la ganadería tanto en himenópteros eusociales como en seres humanos (Gentles 1958; Munkacsi *et al.* 2004; Schultz & Brady 2008; Ivens *et al.* 2012; Aylward *et al.* 2014; Li *et al.* 2018). No podríamos afirmar que procesos complejos en humanos como el sueño o la cultura simbólica se encuentran en todos los animales pluricelulares como homologías; esto requeriría que todo el mecanismo del sueño

se replique por medio de estructuras físicas y moleculares homólogas a las estructuras físicas y moleculares que conducen al proceso del sueño en seres humanos. Podemos en cambio, asumir que existen a lo ancho de la naturaleza análogos funcionales al sueño o la cultura simbólica que salvando en cada caso su conjunto específico de diferencias, ofrece una semejanza analógica funcional. En el caso del sueño esta semejanza consiste en la modificación cíclica de periodos circadianos de máxima actividad seguidos por periodos mínimos. *El sueño en cierto sentido está bosquejado como función biológica, en la sucesión de los días y las noches. Del mismo modo, el ciclo de la vida y de la muerte de los organismos refleja los ciclos de las estaciones.*

Las semejanzas entre los ciclos generacionales y estacionales no son simples instrucciones poéticas o mitológicas para la interpretación de la realidad viviente, sino que constituyen el ámbito mismo de la estructura básica que sigue el desarrollo de la vida y su perpetuación evolutiva (Aristóteles 1987: 336b 25-31). En el caso de la cultura simbólica las analogías comprenderían cualquier tipo de actividad biológica que se ejecute como una interpretación del ambiente y que sea capaz de transmitirse de modo cultural a los organismos, de modo que se modifiquen en algún aspecto sus actividades. Desde la perspectiva de la organización sinecológica, la interpretación del ambiente es un proceso universal para la vida y se expresa tanto en comunidades celulares como en las holobiocenosis. Uno de los objetivos en evolución y ecología consiste en conocer cómo es que esta interpretación se lleva a cabo. Tal y como afirmó la citogenetista Bárbara McClintock (en el contexto de las perspectivas futuras que tiene la investigación de los mecanismos de reparación celular), será necesario determinar el grado de “conocimiento” que tiene una célula u organismo de sí mismo y “cómo utiliza ese conocimiento de manera reflexiva cuando se le desafía”<sup>90</sup>. Es ineludible una representación de la evolución y la ecología que nos permita alcanzar objetivos como estos. La representación sinecológica de la evolución nos permite incluir un amplio conjunto de actividades animales, vegetales y microbianas que podrían definir a los organismos sin el prejuicio de la ausencia de rasgos considerados como “elevados”, culturales o sustancialmente humanos.

---

<sup>90</sup> “Cells must be prepared to respond to many sources of stress. Mishaps that affect the operation of a cell must be occurring continuously. Sensing these and instigating repair systems are essential. (...) There must be numerous homeostatic adjustments required of cells. The sensing devices and the signals that initiate these adjustments are beyond our present ability to fathom. A goal for the future would be to determine the extent of knowledge the cell has of itself, and how it utilizes this knowledge in a "thoughtful" manner when challenged.” McClintock 1984:193

Si exigimos la configuración del cerebro humano para poder atribuir la expresión del sueño o la cultura simbólica a otros vivientes estaríamos, así mismo, definiendo nuevamente una escala natural esencialista en nuestra aproximación a la naturaleza viviente. Una consecuencia teórica de la perspectiva sinecológica es que, al entender la temporalidad de las funciones biológicas en relación con la dinámica ecoevolutiva, la representación de la evolución no depende exclusivamente de la ruta divergente de los linajes más de lo que depende de la ruta convergente de las relaciones simbióticas y fenológicas del ecosistema.

## 2.2.2 Construcción de nichos y producción de entornos

El aumento de la diversidad no solo es evidente analizando las sucesiones del registro geopaleontológico, puede describirse considerando periodos de tiempo menores a una escala ecológica ambiental. Una erupción volcánica, por ejemplo, genera magma que al enfriarse produce un sustrato rocoso sobre el que, dado el dinamismo climático y las estrategias de dispersión de los organismos, eventualmente, se producirá una colonización biológica. En principio, solo un tipo de organismos podrá prosperar en tal entorno relativamente inerte. Las especies que inicien la construcción de su ecosistema, especies pioneras, edificarán sobre un ambiente casi abiótico los escenarios sobre los que se desplegarán nuevas posibilidades ecológicas de hábitat, nuevos nichos. El primer nicho construido en el ejemplo citado es el nicho de los organismos autótrofos litobiontes – organismos que, como los líquenes, habitan en las rocas–. Los líquenes producen moléculas biológicas a partir de la luz solar, del agua, el aire y de los elementos químicos de los sustratos rocosos. Al formar costras, los líquenes producen la erosión física y química de la roca y consecuentemente forman un sustrato más fino que junto a las moléculas metabolizadas, cambian para sí las presiones de selección y generan nuevos recursos biodisponibles. Se ha producido la construcción de un nicho, la producción de un nuevo dinamismo que vincula morfología, fisiología, metabolismo y así evolutivamente el medio interno del líquen con su entorno. Se establecen, en consecuencia, nuevas condiciones que posibilitan de nuevo nichos coexistentes. Si estudiásemos solo una variable del nicho, por ejemplo, la integridad física y composición del sustrato rocoso, tendríamos tras la acción de los líquenes, al menos, tres tipos de sustratos y no solo uno como inicialmente. Tendríamos: *i*) la roca desnuda producto del volcanismo, *ii*) la roca poblada por costras de líquenes, y *iii*) un sustrato modificado con la roca *biometeorizada*, (erosionada por la acción biológica) compuesta por moléculas orgánicas producidas por el metabolismo de los líquenes. Este último es un nicho que otros organismos pioneros podrían conquistar, construir y dividir, produciendo nuevas posibilidades biológicas, las que a su vez, impulsarían la coexistencia y el desarrollo de una comunidad de organismos.

Por sí misma, la modificación del ambiente no es evolutivamente relevante. Es necesario que se produzcan nichos mediante la acción biológica sobre el entorno puesto

que “la aparición de nichos es lo que impulsa principalmente la diversidad ecológica”<sup>91</sup> y a partir de esta la organización funcional y los cronogramas de desarrollo, etológicos y sociales sobre los que se estructura la comunidad biológica madura. La heterogeneidad de ambientes es producto de la construcción y división de los nichos. Esta amplificación de las dimensiones ambientales posibilita la coexistencia de un mayor número de especies que incrementan la conectividad de la red ecológica e impulsan, a su vez, nuevos procesos de especiación (Emerson & Kolm, 2005; Gruner *et al.* 2008). La producción biológica de nichos, su construcción y división, son aspectos que participan notablemente en la evolución de la vida y que han definido su historia.

Los nichos se producen mediante la acción biológica, así mismo, toda acción biológica se despliega sobre un nicho. Este es un aspecto que no debe tomarse como paradójico. Se trata más bien de un aspecto circunstancial, consecuencia del marco ecológico y evolutivo que se está aquí empleando, el marco sinecológico. Para la representación estándar de la evolución, el origen último, del último antecesor común de los organismos actuales (*cenancestro*), no es más que un punto de especulación necesario, asumido como punto de partida para el desarrollo de una agenda específica de problemas, aunque algunas agendas (como la filogenética) prefieran adoptar a este como punto de llegada. Así mismo, para la representación sinecológica de la evolución el origen último, del último nicho sería la cuestión análoga si con ella pretendemos una investigación que opere descriptivamente sobre la constitución de la estructura ecológica *ab initio*. Por el contrario la investigación sinecológica opera descriptivamente *in media res* sobre procesos que están constituyendo en dicha estructura su realidad dinámica actual.

En el ejemplo que se ha presentado, el de la roca volcánica modificada biológicamente por el líquen, se ha tomado en consideración una especie pionera que es en sí misma un nicho construido por interacciones simbióticas. No es un organismo primordial, ni mucho menos, se trata de un organismo holobiótico complejo. En el líquen convergen simbióticamente una comunidad biológica constituida por hongos y microbios fotosintetizadores (algas, cianobacterias, o unas y otras en combinación). Ambos elementos

---

<sup>91</sup> “However, niche partitioning, as a way to coexist, could be a limited means to share the environmental resources and condition during evolutionary time. In fact, a physical limit impedes a high partitioning without a high restriction of the niche's variables. Here, we propose that niche emergence, rather than niche partitioning, is what mostly drives ecological diversity. In particular, we view ecosystems in terms of autocatalytic sets: catalytically closed and self-sustaining reaction (or interaction) networks.” Gatti *et al.* 2018:110

constitutivos han acompasado su metabolismo, fisiología y fenología desde hace al menos 400 millones de años (Taylor *et al.* 1995). Están hasta tal punto integrados que podemos definirlos como un solo organismo producido por una construcción de nichos recíproca. Uno de los rasgos más relevantes es que esta construcción de nichos no es adquirida filogenéticamente. Los organismos simbioses, hongos y fotosintetizadores se reproducen por separado, pero generación tras generación vuelven a conformar las unidades simbioses. La interpretación clásica mutualista afirma que la simbiosis se potencia debido a las ventajas adaptativas que representa tal unión para la aptitud de los líquenes (Honegger 1998). No obstante, existe la posibilidad de que los líquenes sean un caso de construcción de nicho en beneficio asimétrico para el componente fúngico (Hyvärinen *et al.* 2002). Sea como sea, los calificativos de “positivo” (comensalismo), “negativo” (parasitismo) o “igualitario” (mutualismo), son contraproducentes. Incluso los organismos eucariotas que conviven con el organismo humano como hongos, protistas y helmintos, están lejos de ser simples parásitos. Al menos en algunas circunstancias el *eucarioma* (conjunto de organismos eucariotas que coexisten en un hospedador animal) es fundamental dentro de la estructura funcional del holobionte humano (Lukeš *et al.* 2014). Evidentemente, existen eucariotas parásitos nocivos en la mayoría de los contextos para el ser humano; del mismo modo que existen virus, bacterias y arqueas destructivas para determinados holobiontes. En caso de serlo, estaremos entendiendo un aspecto que hace discernible a un simbiote de un agente causal biológico de patologías. Los simbioses no se encuentran infectando a su hospedador, por el contrario contribuyen en su persistencia estableciendo relaciones simbióticas. Un agente patológico no posibilita la coexistencia de los múltiples elementos del sistema, por el contrario, desarticula la estructura sinecológica y fenológica en la que se desata la dinámica metabólica, fisiológica, embriológica y etológica del holobionte. Un parásito en un sentido sinecológico estricto no construye nichos sinecológicos, sino que destruye relaciones simbióticas y ritmos de acción específicos. Es de esperar que salvo en casos de infección, las relaciones que persisten en su totalidad sean recíprocamente funcionales y estén rítmicamente desplegadas. Dejando pocas relaciones específicas entre un número reducido de elementos es fácil precisar los beneficios para una parte y las pérdidas para la otra. Si se define la relación simbiótica en el líquen, en términos del beneficio de carbono, el hongo recibe hasta un 90% del carbono asimilado por el fotosintetizador (Smith 1980; Tapper 1981). Si elimináramos estos factores a cambio de otros, las relaciones podrían ser contradictorias en términos de beneficios asimétricos.

Algunos estudios llevados a cabo con simbioses bacterianas de cigarras apuntan a una conexión ecológica y adaptativa directa entre parasitismo y simbiosis que proporcionaría trayectorias evolutivas útiles para renovar una asociación simbiótica deteriorada en la que el genoma del simbionte se encuentra extremadamente reducido y erosionado (Matsuura *et al.* 2018). Mediante la “domesticación” de hongos patógenos los hospedadores compensan la erosión del genoma de los simbioses bacterianas heredados y así renuevan el acuerdo promoviendo la diversificación simbiótica en la holobiocenosis. Este tipo de estudios define un continuo evolutivo parasitismo-simbiosis en el que resulta fructífero comprender cómo es que las asociaciones sinecológicas se constituyen, degradan o sustituyen. Tales relaciones simbióticas existen acopladas tanto en reciprocidad funcional como en ritmo y las consecuencias de esta asociación son ecológica y evolutivamente relevantes.

Los líquenes *litobiontes* meteorizan la roca de manera química y física, a la vez que originan suelo como sustratos sobre los que se desata una sucesión ecológica. El caracol herbívoro *Euchondrus spp.* se alimenta de líquenes endolíticos (que habitan dentro de la roca), para poder acceder a su alimento el caracol digiere la roca y la excreta a una tasa de alrededor de una tonelada métrica por hectárea por año (Shachak *et al.* 1987), contribuyendo así de manera importante a la formación de suelos. La construcción de nichos no es exclusiva de algunas especies, sino un proceso ubicuo en la naturaleza, pues todos los organismos usan materia inorgánica, la procesan y secretan desechos (Odling-Smee *et al.* 1996; Laland *et al.* 2001; Day *et al.* 2003). Los líquenes epifitos, por su parte, ejercen un impacto desproporcionado en las funciones del bosque (Smith *et al.* 2020), modifican dramáticamente los ciclos del carbono, el nitrógeno, el fósforo y el agua (Berryman & McCune 2006). Modificando la distribución del agua disponible, los líquenes epifitos contribuyen al crecimiento y distribución local de las plantas vasculares (Stanton *et al.* 2014). Estos ejemplos citados son claramente casos de construcción de nichos sinecológicos.

En tanto que la representación estándar persigue en términos generales trazar los *camino genealógicos divergentes de la historia evolutiva*; la representación sinecológica, por su parte, persigue trazar los *camino ecológicos convergentes de la dinámica evolutiva*. Donde la primera representación emplea rasgos morfogénéticos en relación de homología; la segunda, utiliza procesos simbióticos y fenológicos en relación, más bien, de

convergencia ecológica, homoplasias no morfológicas o sincronizaciones fenológicas. Y finalmente, donde la interpretación estándar de la evolución considera un punto de partida que necesariamente se pierde en el pasado geológico del planeta; la representación sinecológica considera un punto de partida que se manifiesta en la actualidad del ecosistema. En consecuencia, la unificación que la teoría adaptativa de la evolución pretende –aun cuando esta actúe simplemente como horizonte teórico– es la unificación de la vida en su pasado geológico. Esto es, la unificación de la diversidad biológica al menos allí, donde se integraron en un mismo antepasado común, las funciones: *i*) replicativas, *ii*) metabólicas, y *iii*) la función de las membranas que expresan el diferencial entre organismo y entorno. En cambio, la unificación que la perspectiva sinecológica de la construcción de nichos pretende –aun cuando sea, así mismo, no más que un horizonte teórico– es la unificación funcionalmente recíproca y temporalmente organizada de la vida en las comunidades biológicas en las que persisten. Esto es, la unificación de la diversidad biológica al menos allí donde se construyen las condiciones de posibilidad para su múltiple coexistencia y el aumento de su complejidad. Dicho de otro modo, lo que la representación estándar (RETE) ofrece como la descripción de una única protocélula del precámbrico, la representación sinecológica (RSTE) persigue para cualquier comunidad biológica actual. En esta perspectiva la construcción de nichos es un aspecto fundamental de la estructura de las dinámicas evolutivas.

Para la representación sinecológica de la construcción de nichos, tal y como se va proyectando, las cuestiones fundamentales serían: ¿Cuáles son los procesos que permiten la coexistencia de los organismos que conforman la comunidad biológica? (*cf.* Sherratt & Wilkinson 2009). ¿Cómo se constituyen las relaciones sinecológicas, funcionalmente recíprocas y temporalmente organizadas? ¿Cual es el rol de los organismos en la producción de estas relaciones sinecológicas? ¿Es la biodiversidad y la producción de nichos una manifestación metabólica del ecosistema? (*cf.* Gatti *et al.* 2018; Gatti *et al.* 2017).

Se considera aquí que la Representación Evolutiva Construccional es relevante en varios sentidos que van siendo desglosados a medida que se avanza en la exposición. Estos aspectos son filosóficos, *meta-* científicos, o evolutivos. Por ahora, cabe mencionar además, el sentido pragmático. Las actividades de construcción del nicho humano son actualmente la principal causa de extinción de las especies (Pimm *et al.* 2006, Jackson

2009; Barnosky *et al.* 2011). La biología evolutiva actual se desarrolla en medio de una extinción masiva que, por vez primera, no se origina por eventos catastróficos (Stearns & Stearns 2010), sino más bien, por las actividades de construcción y destrucción de nichos de la especie humana. El cambio en el uso de suelos, la contaminación industrial y el uso de pesticidas afectan dramáticamente a la biodiversidad (Carson 1962; Rattner 2009). La deforestación y la defaunación impactan sobre las relaciones sinecológicas (Del-Claro & Dirzo 2021). Ecosistemas altamente biodiversos y sensibles como las selvas tropicales y los arrecifes de coral son destruidos a un ritmo acelerado; a la vez que nuevos ecosistemas son creados sobre los desechos humanos.

Los desechos plásticos, por ejemplo, proporcionan un sustrato para la vida bacteriana en muchos ambientes acuáticos conocida como “plastisfera” (Masó *et al.* 2003; Zettler *et al.* 2013). Las actividades humanas generan cambios locales y globales que alteran violentamente las presiones de selección y rompen la integridad de las comunidades biológicas (Wilkinson 2001). Las especies coexistentes en determinado contexto no migran como comunidades intactas. Ante una perturbación ecológica los organismos de una comunidad derivan hacia nuevos patrones de coexistencia en función de sus particularidades ecológicas (Parmesan & Yohe 2003; Thomas *et al.* 2004; Hitch & Leberg 2007). Este “desequilibrio ecoevolutivo” (Graham & Lundelius 1984) modifica las relaciones de coexistencia de modo acelerado, fracturando el paisaje temporal originario e imponiendo un contexto simbiótico abrupto en el cual no es posible establecer vínculos cooperativos de modo intempestivo (Parmesan 2006). Las interacciones bióticas permiten el surgimiento y el mantenimiento de la diversidad, pero los anidamientos funcionales recíprocos son sumamente sensibles a la extinción de una especie y procesos como la plasticidad fenotípica son limitados ante cambios globales dramáticos (Duputié *et al.* 2015). Las consecuencias de la extinción de una especie en un sistema complejo podrían implicar *co-* extinción de muchas otras especies o incluso el colapso del ecosistema (Dallas & Cornelius 2015; Valiente-Banuet *et al.* 2015).

Los seres humanos habitan en un nicho construido a escala global. Este nicho incluye varios aspectos de la construcción del entorno: un nicho cultural, tecnológico, expansión planetaria y *terra-* formación, etc. La expresión “anormalidad ambiental” utilizada por Edward Wilson (1993), para referirse a la especie humana puede ser ilustrativa a fin de comprender las proporciones de la construcción humana de nichos. Por las mismas razones

al menos una de las causas de extinción masiva no corresponde a eventos producidos en un pasado relativamente remoto (Leakey & Lewin 1997), sino que opera actualmente en la configuración del planeta por la ejecución de una fuerza evolutiva: la construcción de nichos. Esta situación, por sí misma, invita a considerar un programa de investigación evolutiva acorde a las exigencias actuales.

### 2.3 Actividades de Construcción de Nichos Sinicológicos (ACNS)

Una vez planteados los aspectos básicos de un construccionismo de nichos a escala sinicológica (*vid.* 2.1; 2.2) aquí definiré las actividades de construcción de nichos sinicológicos. Para ello, en *primer lugar* (*vid.* 2.3.1) revisaré las categorías estándar de actividades de construcción de nichos según diversos autores y resumiré que existen dos tipos de actividades básicas de construcción de nichos: las *actividades restringidas* y las *actividades amplias*. Dado que las primeras pueden expresarse simultáneamente en términos del programa de investigación adaptacionista; señalo que en ellas los conceptos innovadores que ofrece la perspectiva de la construcción de nichos, no resultan útiles para una transformación conceptual profunda. Solamente el segundo tipo de actividades de construcción pueden considerarse en independencia de los conceptos adaptacionistas e interpretar las innovaciones conceptuales de la construcción de nichos. Postulo que uno de los motivos fundamentales es que tanto la *teoría estándar de la construcción de nichos* como la *teoría del fenotipo extendido* miden las consecuencias evolutivas de la construcción orgánica del entorno desconociendo a la comunidad biológica como unidad evolutiva. Más aún, la comunidad biológica no solo consiste en una comunidad de organismos, sino además, en una comunidad de organismos holobiontes, es decir, una comunidad de comunidades biológicas que mantienen compromisos simbióticos recíprocos. De allí la necesidad de plantear la teoría de la construcción de nichos desde una *perspectiva sinicológica*. La perspectiva sinicológica resulta innovadora por partida doble: busca eventos de construcción de nichos por los cuales puedan explicarse, tanto la estructura de los holobiontes, como la estructura de la comunidad de holobiontes.

A la primera categoría de actividades restringidas de construcción de nichos denomino *construcción de nichos adaptativos*, puesto que en ella constan aún elementos adaptacionistas. A la segunda categoría de actividades amplias de construcción de nichos denomino *construcción de nichos sinicológicos*, puesto que toma como punto de partida la construcción de nichos; pero proyecta las consecuencias de esta construcción a la estructuración tanto de *holobiontes* como de *comunidades de holobiontes*.

En *segundo lugar* (*vid.* 2.3.2) definiré la herencia ecológica en relación con la herencia genética. Sugeriré que la primera adquiere una renovada preeminencia evolutiva cuando se consideran actividades de construcción de nichos desde la perspectiva sinicológica. La herencia ecológica es fundamental cuando los nichos se construyen, no como acciones

aisladas de organismos o poblaciones, sino como el producto de la actividad de comunidades de construcción. Los organismos heredan ecológicamente de sus ancestros y de sus coexistentes sinecológicos. Los organismos heredan por múltiples canales patrimonios ecológicos de distintos tipos de toda la holobiocenosis. Propongo que si bien la herencia no se limita a la transmisión de información genética desde los antecesores genealógicos; tampoco esta se limita a la herencia ecológica desde los antecesores ecológicos, tal y como se sigue de la interpretación estándar de la Teoría de la Construcción de Nichos (TCN). *La herencia puede definirse más allá de la transmisión de información genética como la inducción de funciones sinecológicas.* Del mismo modo, la herencia no solo consiste en la transmisión de legados del pasado ecológico hacia la actualidad ecológica (herencia ecológica). La herencia puede conceptualizarse, además, como una comunicación de legados actuales que se van amplificando o propagando en la estructura sinecológica. Los múltiples canales de herencia operan en la actualidad funcional de la holobiocenosis y modifican en ella los paisajes adaptativos puesto que herencia, variación y selección son procesos dependientes unos de otros. Así mismo, categorizaré la herencia sinecológica según el modo de ser conceptualizada como: *i) transmisión, ii) comunicación o iii) inducción.*

### 2.3.1 Categorías Estándar de las Actividades de Construcción de Nichos

La *interpretación evolutiva del construccionismo* coincide con la tesis de la Construcción de Nichos (CN), según la cual existe una modificación de ambientes selectivos por parte de los organismos. Esta *perspectiva construccionista* se centra en las consecuencias adaptativas de las relaciones de dependencia mutua entre el organismo y el medio ambiente (Godfrey-Smith 1996; Laland *et al.* 2016). Los organismos mediante el desempeño de un conjunto de acciones son agentes relevantes para la modificación de sus ambientes selectivos (Lewontin 1983; Odling-Smee *et al.* 2003, 2013).

Existe un modo primario de distinguir las actividades de construcción de nichos como *actividades restringidas* por un lado y *actividades amplias* por otro. Esta distinción de construcción de nichos no es explícita en la “versión canónica” (Aabey & Ramsey, 2019) de la teoría de construcción de nichos (Laland *et al.* 2000; Odling-Smee *et al.* 2003). De hecho, esta categorización es rechazada por los defensores del construccionismo de nichos para quienes la construcción es un proceso unitario (Archetti 2015). Tal categorización se acepta en línea con la representación estándar de la evolución. Solo las actividades de construcción restringidas son evolutivamente relevantes dado que, al contrario que las actividades amplias de construcción, sí se pueden representar en términos adaptacionistas como rasgos adaptativos genéticamente heredables. Así, para los partidarios de teorías adaptativas de modificación de entornos (Dawkins 1982, 2004) es innegable que los organismos participan en la configuración de su medio ambiente, pero en cambio es cuestionable, que esta participación sea una fuerza evolutiva causal y no simplemente el efecto adaptativo de un fenotipo extendido ya seleccionado. En cuyo caso, las actividades amplias de construcción deberían ser desatendidas por no disponer de un mecanismo causal, ni dar cabida a un modo de experimentación que permita medir los efectos adaptativos de este tipo de actividades de construcción en los organismos que las producen. Me adhiero a esta categorización que la teoría del fenotipo extendido hace sobre construccionismo de nichos.

Propongo que, efectivamente, en su versión estándar la TCN distingue de modo implícito entre actividades acotadas de construcción de nichos y construcciones difusas que se amplifican en el sistema ecológico. Aunque la TCN no denomina *restringidas* a las primeras, ni *amplias* a las segundas, si las define de un modo diferencial. Las actividades

restringidas acotan su modelo de coevolución organismo-entorno, tanto en lo que concierne a la definición del nicho construido (un nicho adaptativo) como en lo que concierne a la definición de los límites causales de dicha actividad constructora, esto es, la causalidad restringida a la modificación de la relación entre rasgos del organismo constructor y factores del ambiente construido.

Tal y como fue presentada en su versión canónica (Odling-Smee *et al.* 2003), la construcción de nichos se clasifica: *a)* en función del tipo de actividades que modifique las relaciones entre el organismo y el entorno perturbando o reubicando el nicho; y *b)* en función del sentido, positivo o negativo, en que estas las modifican iniciándolas o contrarrestándolas. Así, en una primera categoría se define que los organismos pueden *iniciar* o *contrarrestar* un cambio en su ambiente selectivo *modificando físicamente sus entornos*. En ambos casos, los organismos estarían *perturbando* su nicho. En consecuencia, la construcción mediante la perturbación de los nichos podría ser o *iniciadora* o *contrarrestante*. Un caso de **construcción de nichos mediante perturbación iniciadora** sería la emisión de detritos. Un caso de **construcción de nichos mediante perturbación contrarrestante** sería la termorregulación de los nidos. En una segunda categoría Odling-Smee *et al.* (2003), definen que los organismos pueden *iniciar* o *contrarrestar* un cambio en su ambiente selectivo *moviéndose hacia* o *creciendo en* un lugar más habitable. En ambos casos, los organismos estarían *relocalizando* su nicho. En consecuencia, la construcción mediante relocalización de los nichos podría ser, así mismo, o *iniciadora* o *contrarrestante*. Un caso de **construcción de nichos mediante relocalización iniciadora** sería la invasión de un nuevo hábitat. Un caso de **construcción de nichos mediante relocalización contrarrestante** sería la migración estacional.

Estas categorías parecen amplias y recogen, de hecho, múltiples casos de construcción de nichos. No obstante, la estructura de la clasificación estándar de las actividades de construcción de nichos se enfrenta a algunos asuntos problemáticos (Archetti 2015; Uller & Helantera 2019; Aaby & Ramsey 2020). Fundamentalmente, las críticas convergen sobre un mismo asunto: las construcciones amplias no estarían tan bien fundamentadas como las construcciones restringidas. No sólo eso, se han dejado por fuera de tales categorías varios casos de construcción. Según distintas perspectivas y enunciando distintas preguntas se han citado nuevas categorías de construcción de nichos: “construcción de nichos del desarrollo”, “construcciones de nichos constitutivas”, “construcciones de nichos

metafóricas”. Estas categorías reclaman un cambio conceptual o un marco revisado de la versión estándar de la construcción de nichos (*standard account of niche construction*; Aaby & Ramsey 2020). La generalidad consiste en describir dentro de los postulados de la teoría de la construcción de nichos, un marco conceptual estándar que posee límites teóricos.

Así planteada, la CN podría interpretarse desde un ámbito más o menos restringido<sup>92</sup>. Se trataría de una **construcción restringida de nichos** por cuanto la modificación ambiental consistiría en la modificación de las presiones de selección que constituyen el nicho adaptativo. El nicho construido es considerado como ámbito de ejecución biológica para una población o especie donde las presiones de selección actúan sobre relaciones entre **rasgos de organismos constructores** y **factores ambientales construidos**. Los organismos modifican los ambientes en los que subsecuentemente serán seleccionados (Lewontin 1983; Odling-Smee *et al.* 2003). La construcción orgánica del medio ambiente es posible si un organismo interviene en procesos físicos anteriormente autónomos en el mundo exterior, cambiando su curso y su resultado<sup>93</sup>. Se trata de una interpretación evolutiva *conciliada con y complementaria*<sup>94</sup> de el adaptacionismo, que postula la inclusión de mecanismos no incluidos en la elaboración de las agendas de asuntos problemáticos basadas en selección natural (Godfrey-Smith 1996:131; Odling-Smee *et al.* 2003:371; Odling-Smee 2010).

Existe adicionalmente un planteamiento más general de la **construcción amplia**<sup>95</sup> de **nichos**, según la cual, todos los organismos modifican su entorno biótico y abiótico (Matthews *et al.* 2014). La modificación biológica del entorno mediante actividades constructivas es una causa evolutiva simétrica a la causa de la adaptación de los organismos. Los organismos no solo “construyen” literalmente<sup>96</sup> sus nichos adaptativos (Archetti 2015), sino que además, utilizan un amplio rango de funciones y acciones

---

<sup>92</sup> Construcción estrecha (*narrow construction*) de nichos.

<sup>93</sup> “Organic construction of the environment exists whenever an organism intervenes in formerly autonomous physical processes in the external world, changing their course and upshot.” Godfrey-Smith 1996:145

<sup>94</sup> Utilizo la palabra “complemento” en su acepción literal del castellano, esto es, como: “Cosa, cualidad o circunstancia que se añade a otra para hacerla íntegra o perfecta.” (RAE). La interpretación complementaria de la construcción de nichos postularía entonces que esta puede añadirse a la perspectiva adaptacionista para hacerla íntegra en tanto que teoría evolutiva.

<sup>95</sup> Construcción amplia (*broad construction*) de nichos.

<sup>96</sup> Es decir, que no solamente construyen instalaciones, edificaciones o instrumentos, sino que además, construyen sus nichos de modos *análogos* y *metafóricos* como cuando se trasladan de un sitio a otro como cuando modifican su metabolismo.

biológicas que pueden tener un amplio espectro de efectos evolutivos; tanto directos como indirectos, tanto *intra-* específicos como *multi-* específicos y ecológicos (Odling-Smee *et al.* 2013; Walsh 2013). La construcción de un nicho en este caso no es *literal*, sino *figurativa* (Archetti 2015). Se trataría, en general, de actividades de construcción que tienen un impacto potencial en la totalidad del ecosistema; pero que podrían no representar ventajas evolutivas directas para los organismos constructores (Griffiths 2005:13-14; Okasha 2005:4-5; Sterelny 2005:27).

Los críticos de la construcción de nichos aducen que estas actividades ecológicamente relevantes, serían al mismo tiempo, evolutivamente poco significativas, o incluso, no causales en evolución. Tal perspectiva de la construcción de nichos es considerada por críticos del constructivismo de nichos como débil, amplia, indirecta, metafórica o constitutiva. No se trataría de una fuerza causal en evolución, sino más bien, de un tipo de actividad biológica generalizada que si bien vincula relacionamente a los organismos con el medio, no lo hace modificando las presiones selectivas que afectan a los organismos constructores o a sus descendientes. Los defensores del constructivismo de nicho responden a estas críticas desde una interpretación evolutiva *revisionista* (Laland 2015; Laland *et al.* 2017; Aaby & Ramsay 2019), que entra en conflicto con el adaptacionismo y busca suplirlo<sup>97</sup> mediante los contenidos de la construcción de nichos, debido a que estos, mucho más amplios incluyen a los eventos adaptacionistas.

Como se puede observar la relación del constructivismo de nichos con el adaptacionismo se pone en juego al tratar el asunto de las actividades amplias de construcción. El dilema es más o menos como sigue: si se defiende que tales actividades amplias, metafóricas o constitutivas son causalmente significativas en evolución; entonces el adaptacionismo podría pasar a considerarse como un mecanismo específico dentro de un conjunto de procesos de construcción que lo facilitan. Hay una doble razón para ello. En *primer lugar* las actividades amplias de construcción de nichos definen biológicamente el paisaje adaptativo donde ocurre la selección. En *segundo lugar* los organismos mediante estas actividades condicionan el rango de variabilidad de sus propios rasgos sometidos a selección natural. Por otra parte, si el constructivismo de nichos se compromete con la dinámica de la construcción amplia de nichos, esta se vería obligada a conceder sus

---

<sup>97</sup> Utilizo el verbo “suplir” en su tercera acepción del castellano; esto es como: “Reemplazar, sustituir algo por otra cosa”. (RAE). La interpretación revisionista de la construcción de nichos postularía entonces que esta *debe* sustituir la perspectiva adaptacionista para mejorar la teoría evolutiva.

ejemplos paradigmáticos de construcción de nichos al desarrollo explicativo de marcos adaptacionistas como el del fenotipo extendido. Aquí propongo que la perspectiva sinecológica de la construcción de nichos ofrece una tercera vía entre la interpretación complementaria y la interpretación revisionista. El construccionismo de nichos en su formulación canónica es efectivamente complementario al adaptacionismo debido a que conceptualiza la construcción de nichos como construcción de nichos adaptativos. Los organismos mediante una serie de actividades modifican las relaciones entre rasgos adaptativos y factores del entorno selectivos. En definitiva, el construccionismo de nichos es necesariamente complementario al adaptacionismo porque teoriza la construcción de los nichos definiendo a estos en términos adaptativos.

Para solventar este problema propongo una representación evolutiva construccional que tome como punto de partida la construcción de nichos sinecológicos. En consecuencia, las actividades amplias de construcción se convierten en el caso más fundamental a partir de las cuales pueden explicarse los casos restringidos. Así mismo, son las actividades de construcción amplia de nichos las que desencadenan los efectos evolutivos de tipo adaptativo en toda la comunidad biológica. Las actividades sinecológicas de construcción de nichos se encuentran en la base de la Representación Construccional del Nicho Sinecológico (RCNS) y conforman junto con la Representación Ecológico-Evolutiva de la Individualidad Sinecológica (REEIS *vid.* 1.3.1.1) el núcleo del programa de investigación sinecológico (*vid.* Tabla C). La perspectiva sinecológica de la construcción de nichos se entiende aquí como una Representación Evolutiva Construccional, diferenciada de la representación construccionista. Por lo tanto, el cambio evolutivo se produce, no ya cuando poblaciones de organismos construyen sus “*nichos adaptativos*” en su entorno (Uller & Helanterä 2019), sino cuando comunidades de holobiontes construyen *nichos sinecológicos*<sup>98</sup> en su holobiocenosis.

En el caso de los nichos selectivos no es necesario suponer una revisión de la perspectiva adaptacionista, esta misma provee de elementos conceptuales que permiten definir la construcción de nichos tanto al modo de fenotipos extendidos como al modo de nichos construidos. En cualquier caso, la construcción de nichos podría complementar esta visión, sin resultar conceptualmente original. Las actividades restringidas de construcción de nichos pueden expresarse al mismo tiempo como fenotipos extendidos y así, el

---

<sup>98</sup> Nomenclatura acuñada en la presente disertación.

adaptacionismo no exige ninguna revisión. Otra cosa distinta sucede con los casos de construcciones de nichos amplias que involucran aspectos como la causalidad recíproca y los canales paralelos de herencia ecológica. Las construcciones sinecológicas del nicho resultan fundamentales. No se llega a estas como situaciones límite de la construcción de nichos, sino que son el punto de partida desde los cuales todo proceso construccional es por definición propia, una instancia en el caso de las construcciones amplias de nicho. *La construcción de nichos es un proceso: a) causalmente recíproco, b) ambientalmente heredable, que además, c) se lleva a cabo mediante comunidades de construcción.* Estos tres elementos son fundamentales para cualquier teorización de construcción de nichos. No obstante, en su versión estándar solo se ha dado relevancia a los dos primeros elementos, siendo esta en buena parte la causa de que el programa de investigación construccionalista no sea capaz de asumir las consecuencias evolutivas sinecológicas de las construcciones amplias de nicho. Bajo esta solicitud, los conceptos que la perspectiva estándar de la construcción de nichos hereda del adaptacionismo no resultan útiles. Por el contrario, estos conceptos debilitan a la CN en favor de la perspectiva del fenotipo extendido.

La crítica de los adaptacionistas es contundente, parecería no haber un mecanismo genético por el cual estas relaciones modificadas en el organismo y el ambiente podrían: *a) heredarse, b) variar poblacionalmente, y c) someterse a selección.* Ante esta objeción, ha resultado necesario describir e introducir canales paralelos de herencia no genética como los canales de herencia ambiental, o herencia de nichos. La herencia de los nichos es un aspecto fundamental del construccionalismo de nicho. Los procesos de herencia comprenden un conjunto de patrimonios e inducciones ecológicas (materia, energía, ritmos biológicos), culturales o sociales (información semántica<sup>99</sup>), conferidos por los miembros de la comunidad y referidos al nicho construido por los ancestros y coexistentes ecológicos en el que los organismos se desarrollan (Badyaev & Uller 2009; Stotz 2010; Griffiths & Stotz 2013; Jablonka & Lamb 2014; Uller & Helanterä 2019). Esta vía no genética de herencia se conoce como *herencia de nichos* o *herencia ecológica* (Odling-Smee; 2010) significando una crítica contundente al paradigma estándar de la representación adaptativa

---

<sup>99</sup> Odling-Smee (2010:184) define a la información semántica como cualquier tipo de información ambiental que reduzca la incertidumbre acerca de los ambientes selectivos, relativos al interés adaptativo de los organismos. La herencia de información semántica participaría en los que otros autores definen como construcción de nicho epistémico (Dugatkin 1997; Sterelny 2003).

de la evolución ya que el mismo esquema de variabilidad, herencia y adaptación cobra nuevos significados.

Sin embargo la herencia ecológica es más que un legado transmitido, sea del tipo que sea, esta conceptualización es aún limitada desde la perspectiva sinecológica, puesto que la Representación Construccional del Nicho Sinecológico (RCNS) a diferencia del programa de investigación construccionista interpreta la herencia en un sentido de inducciones principalmente temporales que veremos más adelante (*vid.* Cap. 3).

### 2.3.2 Herencia de nichos, recurrencia e inducción de procesos

Existen al menos las siguientes diferencias entre la herencia genética y la herencia ecológica (Odling-Smee 1988). La herencia genética: *a*) depende de replicadores discretos, *b*) que se transmiten por medio de la reproducción, *c*) en un solo evento que vincula genealógicamente dos individuos, *d*) relacionados filogenéticamente (el antecesor y sus vástagos). En contraste, la herencia ecológica: *a'*) depende de los medios ambientes heredados y alterados por las actividades de los organismos, *b'*) se transmite a través del medio ambiente externo, *c'*) de manera continúa pudiendo darse múltiples veces, entre múltiples organismos y generaciones, *d'*) de organismos coexistentes en un ambiente compartido sin la condición de su parentesco u origen filogenético<sup>100</sup>.

Dado que la construcción de nichos no es una operación aislada que involucra rasgos de un organismo constructor y factores ambientales de una obra construida en una relación biunívoca, sino por el contrario, implica a la totalidad de la estructura de la comunidad biológica, he llamado *comunidades de construcción* a la totalidad de ejecuciones funcionales, rítmicas y recíprocas que actúan sobre el entorno ecológico y lo modifican. Las consecuencias evolutivas de estas ejecuciones son, a su vez, causa en la evolución de las comunidades de construcción. La Representación Sinecológica de la Teoría Evolutiva fundamenta la decisión de llamar *comunidad de construcción* en lugar de *organismo constructor* al agente de construcción de los entornos. Esta decisión posibilita entender la construcción de un nicho como causa recíproca en la ejecución de los procesos sinecológicos interconectados. Estos procesos pueden ser fisicoquímicos o estructurales, pero además, involucran a inductores ambientales y climáticos que modulan la expresión diferencial de ritmos de ejecución biológica.

---

<sup>100</sup> “(...) ecological inheritance is transmitted by organisms through the medium of an external environment. It is not transmitted by reproduction. Second, ecological inheritance seldom depends on the transmission of discrete replicators. Typically, it depends on organisms bequeathing altered selective environments to their offspring by choosing, or physically perturbing, biological or non-biological components of their environments. Third, in sexual populations, genes are transmitted by two parents only, on a single occasion only, to each offspring. In contrast, an ecological inheritance is continuously transmitted by multiple organisms, to multiple other organisms, within and between generations, throughout the lifetimes of organisms. Fourth, ecological inheritance is not always transmitted by genetic relatives. It can be transmitted by other organisms in shared ecosystems that must be ecologically related but need not be genetically related to the organisms receiving the inheritance.” Odling-Smee 2010:181

La herencia de nichos puede considerarse conceptualmente significativa para la propuesta de la construcción de nichos debido tres aspectos fundamentales que modifican la interpretación estándar de la evolución y de herencia: 1) La herencia de nicho compromete a una comunidad biológica distinta a la comunidad de descendencia. 2) La herencia tanto genética como ecológica es un proceso dependiente de otros aspectos evolutivos como la variación y la selección. 3) La herencia de nicho no necesita ser conceptualizada como transmisión (Müller-Wille & Rheinberger 2012) de entidades; puede conceptualizarse también como recurrencia de procesos (Griffiths & Gray 1994; Oyama 2000). Veamos a estos aspectos de la herencia de nichos, que involucran a comunidades de construcción, con algo más de detalle.

En *primer lugar* la herencia ecológica añade a la dinámica evolutiva –basada en relaciones genealógicas y filogenéticas– un nuevo tipo de relaciones ecológicas: las **relaciones sinecológicas**. Los organismos heredan alelos por parte de sus ancestros filogenéticos; a la vez que heredan materia, energía e información semántica de sus **ancestros ecológicos** y sus **coexistentes sinecológicos**. Solo por un límite del lenguaje –apunta Erasmus Darwin– se dice que el vástago es un nuevo animal, pero estrictamente hablando, su vínculo genético lo define como una prolongación del progenitor (*cf.* Margulis & Sagan 2010)<sup>101</sup>. Si en lugar de una escala diacrónica (genealógica) utilizamos una sincrónica (sinecológica), el razonamiento puede conservarse intacto y se hace extensible a los coexistentes ecológicos. Estos son, en efecto, una prolongación de sus ancestros ecológicos y si los llamamos organismos de diferentes especies es solo debido a una imperfección del lenguaje esencialista.

En *segundo lugar* la herencia ecológica advierte que la evolución de los organismos es el resultado de tres procesos interdependientes que condicionan su posibilidad (herencia, variación y selección). No se trata, como sucede con la herencia genética, de procesos autónomos *cuasi-* independientes. Según la representación estándar de la evolución, las relaciones entre herencia, variación y selección se plantean como aspectos modulares conceptualmente autónomos del proceso evolutivo (Badyaev 2011; Walsh 2015). Las razones por las cuales esta “*cuasi- independencia*” entre los tres aspectos de la evolución

---

<sup>101</sup> “Por la imperfección del lenguaje, al vástago se le llama nuevo animal; pero este, en verdad, es una rama o prolongación del progenitor, ya que una parte del embrión animal es o ha sido una parte del progenitor y, por tanto, estrictamente hablando, a este no se le puede calificar de totalmente nuevo en el momento de su producción y, por ende, este posiblemente conserve algunos de los hábitos del sistema del progenitor.” Erasmus Darwin.

adaptativa ha resultado ser un éxito conceptual para la perspectiva adaptacionista (Uller & Helanterä 2019) son a la vez, las mismas razones por las que aspectos fenotípicos del desarrollo, etología o fenología se mantienen apartados como causas de evolución. Sugiero que existirían al menos dos razones fundamentales que obligan considerar a la herencia como transmisión *filo-* genética: 1) La dificultad que conlleva la homologación de características que no son fácilmente asociables con variaciones de la forma (instancias morfológicas) o variaciones de la información (instancias genéticas), como lo son las características etológicas y fenológicas. 2) La dificultad que plantea hacer equiparables las escalas temporales en las que estos procesos, embriológicos, etológicos o sinecológicos ocurren y las escalas temporales filogenéticas o *trans-* generacionales.

La mariposa monarca *Danaus plexippus* y la libélula viajera *Pantala flavescens*, por ejemplo, llevan a cabo rutas migratorias que requieren la vida de cuatro generaciones. La herencia de un comportamiento complejo como este tipo de migración requiere un análisis mucho más detallado y diríamos, sinecológico-fenológico. Estas rutas migratorias no pueden definirse en términos adaptativos –y ni siquiera en términos del construccionismo clásico de nichos– como una actividad de construcción de nichos por reubicación. Esta reubicación es distinta para cada una de las cuatro generaciones de mariposas o libélulas. Tan importantes como las estructuras genéticas implicadas, son los aprendizajes *trans-*generacionales y las reestructuraciones simbiótico-fenológicas de estos organismos. No solo se heredan mecanismos genéticos. Se heredan además, conocimientos, estructuras de interpretación, compromisos comunitarios relacionados con la microbiota de estos holobiontes y fenologías que revelan inducciones de ritmos ambientales. Estos ejemplos complejos se enfrentan con nuestros marcos conceptuales y deben disuadirnos en el empeño de considerar a estos comportamientos como posibilidades exclusivas de la herencia genética y la mera replicación del ADN.

La propagación diacrónica de este modo de coexistir y desarrollarse los organismos (los ciclos vitales) debe comprometer, en efecto, aspectos e instancias genómicas; pero también a aspectos e instancias semánticas como la comunicación de contenidos culturales que ayudan a interpretar contextos climáticos. Mediante estos aspectos e instancias, habrán de expresarse las variaciones generacionales que experimentarán las rutas migratorias, sin perder de vista que el sitio de donde partió un ancestro y el sitio al que ha de volver un descendiente, es distinto para cada generación. Podría resultar enriquecedor postular una

hipótesis por la cual, además de la comunidad biológica de mariposas o libélulas y su comunidad simbiótica, sean las inducciones ambientales las que modulen una etología recurrente que se desarrolla en el transcurso de cuatro generaciones. Un comportamiento que es *trans-* generacional, a la vez que comunitario y ecológico. Ejemplos como estos aportan con fuertes motivaciones para definir la herencia de una manera amplia. La herencia no solo consiste en la transmisión de aspectos materiales (Müller-Wille & Rheinberger 2012), puede definirse también como la concurrencia de procesos del desarrollo (Griffiths & Gray 1994<sup>102</sup>, Oyama 2000<sup>103</sup>) o como aquí se defiende, como *la concurrencia de procesos orquestados fenológicamente en las comunidades biológicas*.

Pensar en estos términos es difícil, puesto que la mayoría de nuestros comportamientos suceden a escalas que no superan un ciclo vital. Incluso si postulamos un cierto tipo de desarrollo adaptativo de la intuición (norma de comportamiento heredada) que guíe este comportamiento migratorio, hemos de conceder necesariamente con la posibilidad de que en él participan herencias ambientales. Existen múltiples aspectos de la reproducción que no se agotan en el contenido conceptual de la replicación genética (Noble 2017). No solo los organismos individuales se reproducen mediante un ciclo fenológicamente definido, lo hacen también algunas colonias de insectos cuyas propiedades de organización son análogas a procesos fisiológicos de organismos individuales (Wheeler 1928; Wilson 1971). Las colmenas de abejas melíferas (*Apis mellifera*), por ejemplo, se dividen a finales de la primavera. Cuando la densidad poblacional es elevada; la reina, unos cuantos zánganos y casi la mitad de las obreras vuelan a un árbol cercano y se congregan en una de sus ramas para fundar una nueva colmena (Seeley 2019).

---

<sup>102</sup> “The implications of the developmental systems approach are enormous (...). We argue that evolution is best construed as differential replication of total developmental processes or life cycles. We show that the well-known distinction between replicators and interactors is no longer of any great use in clarifying thought about evolution. Finally, we suggest that the developmental systems view makes it impossible to maintain the distinction between biological and cultural evolution. Both traditional processes are rejected in favor of a single, richer account of the replication of total developmental systems.” Griffiths & Gray 1994:278-279

<sup>103</sup> “Organismic form, then, constant or variable, is not transmitted in genes any more than it is contained in the environment, and it cannot be partitioned by degrees of coding or by amounts of information. It is constructed in developmental processes. What are transmitted are macromolecular form, which, though it is necessary for the development of phenotypic form, neither contains it nor constitutes plans for it, and developmentally relevant aspects of the world. Chromosomal form is an interactant in the choreography of ontogeny; the “information” it imparts or the form it influences in the emerging organism depends on what dance is being performed when, where, and with whom. The dance continues throughout the life cycle, and everything that occurs in that cycle, from the first moments to the moment of death, from the most permanent structure to the most evanescent, from the most typical feature to the most divergent, is constructed from these interactants.” Oyama 2000:26

Es, evidentemente, más sencillo experimentar, por ejemplo, con un modelo animal durante una generación que con una comunidad en donde las generaciones superponen. Resulta más fácil indagar sobre causas y correlaciones entre los eventos biológicos considerando solamente un rasgo (morfológico), un locus (gen) y un factor (variable ambiental independiente). Experimentar con una comunidad de organismos en ambientes naturales respecto de un comportamiento fenológico, por ejemplo, es difícil. Sin embargo, no hemos de eludir esa dificultad con el mismo empeño que valoramos los medios que facilitan los estudios evolutivos.

Al considerar que los procesos evolutivos de herencia, variación y selección son dependientes (y no *cuasi*- independientes como en los modelos de la Nueva Síntesis), veremos que los procesos del desarrollo (procesos embrionarios y postembrionarios) inducen simétrica y recíprocamente sobre los procesos ecológicos y adquieren así, valor en términos de causalidad evolutiva. Si los procesos del desarrollo y los aspectos ecológicos no están dissociados de los de la herencia ambiental; entonces estos, afectarán a los nichos de desarrollo que experimentarán las nuevas generaciones (Uller & Helanterä 2019). En cuyo caso, los modelos evolutivos estandarizados tendrán que justificar por qué razones evitan los fenotipos. Específicamente aquellas características del fenotipo que no pueden mapearse fácilmente en el genoma quedan desvinculadas del panorama adaptativo<sup>104</sup> (Uller & Helanterä 2019).

---

<sup>104</sup> “Beach mice are pale mice that live on sand dunes in Florida. Their pale colour is due to a substitution in the melanocortin-1 receptor. This allele is likely bad for mice in ancestral habitats, which means the allele is usually rare. However, carriers are less visible to predators on sand dunes so that the mutation, and the white mice, have increased in frequency in this habitat. This evolutionary account bears all the hallmarks of quasi-independence; the mutation was presumably random, and it is passively passed on to offspring at reproduction. The offspring reliably develop pale coats when they receive the mutated allele, and their pale colour is the cause of their high survival relative to dark mice on sandy soils. Nevertheless, we may shift our evolutionary explanandum from the colour of the coat to the complementary fit between the mice’s colour and their environment. Whereas quasiindependence applies to the former, it does not obviously do so for the latter. Although it is true that the mice cannot change the colour of their coat, they can change the fitness consequences of their colour by choosing where to live (for example, by dispersing), how to live (for example, by becoming more risk-averse), and how to raise their offspring (for example, by constructing safer nests and raising offspring to become risk-averse too). These characters, which affect the developmental and selective niches of the coat colour phenotype, may be adaptive but they were not originally selected to enable a match between coat colour and environment, which is the explanandum. Furthermore, in contrast to coat colour, these behaviours may not map straightforwardly onto any particular genetic variant. Instead, behavioural types are often constructed in ontogeny through bouts of causal interactions between the environment the individual experiences (for example, predation attempts) and how it responds in terms of changes in physiology, behaviour, and so on (for example, behaving cryptically). Fit, that is surviving, mice are those mice for which there is a match between the context that makes a particular phenotype become expressed and the context that makes this phenotype functional.” Uller & Helanterä 2019:364-365

Lo que aquí se afirma sobre los procesos de desarrollo aplica a procesos etológicos, sociales culturales o fenológicos. La propuesta que aquí se presenta exige comprender el desarrollo de los organismos como la *conurrencia de procesos* durante la vida de un organismo. El desarrollo es, por así decirlo, una intrincada sucesión de bucles que conectan el nacimiento con la muerte del organismo o incluso con unas cuantas generaciones de estos y su comunidad. En este enmarañado sistema de procesos en desarrollo existen múltiples escalas de magnitud y múltiples escalas temporales, pero en general, se incluyen y distinguen los procesos embrionarios, postembrionarios (etología, fenología) y sociales (cultura). Bajo la consideración estrictamente genética de la herencia se desestima un amplio espectro de características complejas como aprendizajes, etologías o fenologías. En la representación estándar de la teoría evolutiva la herencia y la selección operan sobre rasgos morfogenéticos homólogos cuyos efectos en la aptitud ocurren dentro de una sola población. Lo cierto es que los rasgos “pueden ser determinados y tener consecuencias de aptitud para las especies que interactúan, evolucionando así en múltiples genomas” (O’Brien *et al.* 2021). Esto es así debido a que no es posible definir rasgos individuales si atendemos a los organismos como comunidades evolutivas u holobiontes. En consecuencia, hemos de definir el valor evolutivo de cualquier rasgo como un “nudo” funcional que se *ajusta y desajusta* mediante la actividad de los organismos de una comunidad simbiótica.

En *tercer lugar* el concepto mismo de herencia ha quedado comprometido con la noción de transmisión de genes o incluso con la noción de transmisión de entidades discretas de energía o materia que se delegan a nuevas generaciones (*sensu* Mendel; Dawkins).

Existen características no genéticas que persisten entre comunidades y generaciones mediante la recurrencia de algún tipo de proceso sean estos procesos del desarrollo ontogenético (*cf.* Müller-Wille & Rheinberger 2012; Uller & Helanterä 2019) o procesos del desarrollo sinecológico y no necesariamente como información genética, recursos materiales o estructuras legadas y compartidas.

La herencia de estos procesos recurrentes no necesita ser conceptualizada como *transmisión* de entidades entre los organismos de la comunidad, sino que más bien es oportuno conceptualizar a la herencia como *ejecución e interacción* de procesos recurrentes mantenidas alrededor de un ciclo estable. Estos procesos hereditarios pueden ser

identificados como procesos “culturales” (Müller-Wille & Rheinberger 2012) o procesos del desarrollo (Griffiths & Gray 1994; Oyama 2000), pero una mirada atenta al contexto de las comunidades biológicas, y sus múltiples relaciones simbióticas, nos permitirá describirlas además, como procesos fisiológicos, etológicos o fenológicos.

Específicamente, dirigiré mi atención sobre los aspectos fenológicos que modulan los cronogramas de interacción entre simbioses y el paisaje temporal sinecológico constituido por múltiples oscilaciones cíclicas a distintos niveles temporales. Las instancias de estas interacciones se llamarán *actividades de construcción de nichos temporales*. Más adelante volveré sobre este punto (*vid. Cap. 3*). Por ahora es importante recordar la diversidad y amplitud de los canales de herencia que participan en las actividades de una comunidad de construcción. Los organismos heredan: 1) genética, ambiental y culturalmente; 2) mediante la transmisión de genes, de recursos energéticos-materiales y semánticos; 3) estableciendo acuerdos funcionales rítmicos y recíprocos que mantienen el anidamiento sinecológico, como cronogramas de desarrollo y fenologías (cronogramas simbióticos). Las características que son susceptibles de heredarse, transmitirse, comunicarse, inducirse o expresarse fuera de la perspectiva del gen ya no estarán condicionadas a ser homologías producto de la divergencia de linajes. Estaremos preparados para entenderlas adecuadamente como procesos de convergencia evolutiva. Podremos analizar los aspectos homoplásicos que conciernen, o son producto, de otro tipo de herencias no genéticas (*cf. McGhee 2011*). Herencias de causas evolutivas que no persisten por la propagación de genes a través de un canal de transmisión estático, sino en la medida que son recurrentes (*cf. Uller & Helanterä 2019*) y persisten en la interfaz organizada entre organismos y medio ambiente.

Se hereda información genética, pero las innovaciones evolutivas, aquellas que precisamente suponen un aspecto fundamental para la ejecución de nuevos roles funcionales y el desempeño de nuevos nichos, no esperan por las mutaciones, sino que resultan de una reorganización de “fenotipos preexistentes y la incorporación de elementos ambientales”<sup>105</sup> (West-Eberhard 2003:20). Los genes no serían “líderes” en la evolución adaptativa, sino “seguidores” en una reorganización biológica (West-Eberhard 2003; Robert 2004) condicionada por la inducción funcional recíproca (cronogramas de

---

<sup>105</sup> Algo que según West-Eberhard solo sucedería en innovaciones del tipo “construcciones *de novo* que dependen de una serie de mutaciones genéticas.” (2003:20)

reorganización inducida recíprocamente por el ambiente) entre organismos coexistentes y medio ambiente. Los genes catalizan más que codifican los procesos de desarrollo (Elman *et al.* 1996). Los genes, toman parte del proceso evolutivo de un modo significativo, más que por el mensaje diáfano que expresa la *información* de un alelo en la *formación* de un rasgo adaptativo de tipo homológico; por el “ruido” de esa expresión. Es decir, mediante el rango de plasticidad fenotípica al que un alelo pueda dar lugar. Y dado que, generalmente, la expresión de un carácter asociado depende de la interacción de múltiples genes, la organización de las vías genéticas y moleculares desencadenan una sensibilidad ambiental determinante para la evolución adaptativa. La plasticidad fenotípica y no la variación genética resultan desde esta perspectiva –que involucra el desarrollo y la sinecología– el material que estructura y modifica la dinámica evolutiva. La construcción de nichos es un elemento catalizador por el cual pueden acompañarse la plasticidad fenotípica y la variación ambiental. Los organismos constructores interpretan los entornos, modifican sistemáticamente su rendimiento y facilitan el aumento del rendimiento de sus descendientes en un entorno construido donde se selecciona la variación genética (Uller & Helanterä 2019). La plasticidad fenotípica de un conjunto de genes relacionados; esto es, la sensibilidad ambiental que modifica en un rango de posibilidades su expresión conjunta permite elaborar un entorno selectivo que sesga la selección en favor de la interpretación, el uso o la modificación de los entornos selectivos heredados (transmisión de materia y energía organizada), comunicados (información semántica) o inducidos (inducciones fenológicas o inducciones cíclicas simbióticas).

Sugiero que existen, en consecuencia, tres modos de herencia. La herencia puede ser: *i)* genética, *ii)* ambiental y *iii)* cultural. Conjuntamente la herencia puede conceptualizarse como: *i)* transmisión, *ii)* comunicación o *iii)* inducción. Tendríamos entonces las siguientes posibilidades:

- a) *herencia genética transmitida* (información genética)
- b) *herencia ambiental transmitida* (recursos, materia, energía)
- c) *herencia ambiental comunicada* (contextos para la interpretación del nicho, variaciones circadianas)
- d) *herencia ambiental inducida* (fenologías)
- e) *herencia cultural transmitida* (artefactos)
- f) *herencia cultural comunicada* (conocimientos)
- g) *herencia cultural inducida* (intuiciones)

Aquí se utilizará esta clasificación solo en la medida de que resulten puntualmente útiles para ilustrar *primero* las construcciones de nichos sinecológicos y *segundo* las construcciones de nichos fenológicos (*vid. Cap. 3*). Esta categorización podrá resultar útil para próximas investigaciones pues el objetivo aquí no es describir estos modos de herencia, sino subrayar el hecho de que un modo plural de entender la herencia tiene profundas consecuencias para el programa evolutivo construccionista y puede aprovecharse desde un marco conceptual sinecológico. Concebida así, la herencia, permite explorar una región de eventos biológicos que no ha sido considerada susceptible del proceso de la herencia.

Insistiendo en el contexto sinecológico en el que las actividades de construcción y herencia de nichos tienen lugar habría otro rango de eventos heredables que se establecen: *a'*) entre una comunidad de construcción; *b'*) dependiente de los procesos evolutivos de variación y selección, pero además dependiente de aspectos ecológicos como la construcción de nichos; y *c'*) mediante la recurrencia de procesos del desarrollo, etológicos, culturales y fenológicos.

En la representación sinecológica de la teoría de la evolución, la construcción de nichos puede entenderse como un ajuste en la *reciprocidad* funcional de la comunidad biológica (nichos sinecológicos), a la vez que, como un ajuste en la *ritmicidad* de tales ejecuciones recíprocas (nichos temporales).

Dicho de otro modo, en el nicho sinecológico cuenta más la *comunicación de los procesos* que la *transmisión de entidades de información*. Este es un aspecto clave para la representación sinecológica de la evolución puesto que las actividades biológicas implicadas en aspectos cíclicos recurrentes del desarrollo de un sistema holobionte, por ejemplo, comunicarían los efectos de la construcción en la totalidad del sistema como la propagación de una onda a determinada longitud y frecuencia. Considerando las *comunidades de construcción* además de las *comunidades de descendencia*, pueden definirse homologías morfogenéticas y otros atributos procesales como etologías, fenologías, habilidades simbióticas y cronobiológicas como rasgos significativos para la evolución. Podríamos considerar que la teoría evolutiva pretende describir y explicar unificadamente en términos de variabilidad, herencia y selección natural al menos tres tipos de eventos que discurren en escalas de tiempo distintas: *a)* los eventos del desarrollo, *b)* los eventos ecológicos, y *c)* los eventos de especiación.

Aún persisten graves inconvenientes para integrar en una explicación estandarizada estas tres escalas temporales en las que de modo respectivo transcurren los eventos ontogenéticos, sinicológicos y filogenéticos (Odling-Smee *et al.* 2003; Odling-Smee 2010; Jones & Lawton 1995). Sugiero que estos problemas derivan, al menos en parte, de que la representación estándar de la teoría de la evolución favorece los procesos temporales filogenéticos, en detrimento de los procesos ontogenéticos y sinicológicos.

### 3 CONSTRUCCIÓN DE NICHOS FENOLÓGICOS

*Pero el tiempo es exclusivo de cada sistema,  
incluso de cada funcionamiento,  
del cual no es otra cosa sino el nombre vago.  
No hay tiempo no-funcional, no-cíclico.  
La planta muestra su tiempo  
que es edad, que es masa y figura.*

**PAUL VALÉRY<sup>106</sup>**

En este capítulo incluiré dentro de la categoría de construcción de nichos sinecológicos un tipo de actividades biológicas que se consideran específicamente como actividades de construcción de nichos temporales. Debido a que los nichos temporales son calificados aquí como constituyentes dentro de una estructura sinecológica de relaciones simbióticas y fenológicas; denominaré *nichos fenológicos* a los *nichos temporales*. Los nichos fenológicos requieren un cambio de perspectiva desde el concepto de *nicho* temporal empleado por la perspectiva tradicional hasta el empleado por la **Representación Sinecológica de la Teoría Evolutiva (RSTE)**. Dicho brevemente, *los nichos fenológicos son el aspecto temporal de los nichos sinecológicos*, cuyo aspecto funcional, son las relaciones simbióticas y recíprocas entre cada uno de los elementos de las comunidades biológicas (nichos simbióticos). Según ha quedado definido en el capítulo anterior la **Construcción de Nichos Sinecológicos (CNS)**: *i*) es un conjunto de actividades que desempeñan comunidades de construcción, *ii*) tales actividades se expresan como cambios de la estructura sinecológica en la que los holobiontes se hallan embebidos por una interfaz de microorganismos. Al ejecutar actividades de CNS, los organismos *iii*) modifican aspectos simbióticos de la estructura sinecológica.

De acuerdo con *iii* los organismos pueden ampliar las dimensiones sinecológicas de sus nichos construyendo nuevas relaciones funcionales que han de acoplarse a las ya existentes de modo sincronizado. La modificación biológica de los entornos temporales a consecuencia de la construcción de nichos sinecológicos se define aquí como **Construcción de Nichos Temporales (CNT)**. Las comunidades construyen nichos temporales cuando las

---

<sup>106</sup> “Mais le temps est particulier à chaque système et même à chaque fonctionnement , dont il n'est que le nom vague. Pas de temps non fonctionnel, non cyclique. La plante fait voir son temps qui est âge, qui est masse et figure (...)” Valéry. P. (1974:757) Cahiers 2.

interacciones sinicológicas que se modifican son de tipo fenológico. De acuerdo con la RSTE los *Nichos Temporales* (NT) quedan definidos de mejor modo como *Nichos Fenológicos* (NF). Las relaciones fenológicas implican circuitos de sincronización entre ciclos vitales en relación con los ciclos de nutrientes y los ciclos ambientales. Mediante ejecuciones proactivas los organismos de una comunidad biológica pueden modificar la duración, secuencia y número de estadios embrionarios y postembrionarios de sí mismos o de los organismos con los cuales mantienen acuerdos de cooperación. De acuerdo con la terminología que se viene utilizando a este dinamismo de *coexistencia sinicológica* mediada por actividades que modifican la fenología del sistema se define como *Construcción de Nichos Fenológicos* (CNF).

En *primer lugar* (vid. 3.1) se describirá la estructura fenológica de los nichos temporales para entender cómo en ella los organismos modifican los cronogramas de interacción simbiótica alterando así las presiones de selección y construyendo la dimensión temporal del paisaje adaptativo. La hipótesis de la CNF requiere conceptualizar a los organismos como ciclos biológicos. Según esto último, *las comunidades de organismos pueden estudiarse como el anidamiento de procesos estructurados temporalmente alrededor de una comunidad de ciclos biológicos, ciclos biogeoquímicos y ciclos climatológicos*. El modo funcionalmente recíproco (simbiótico) y temporalmente organizado (fenológico) que tienen los organismos de coexistir impone un reto a nuestra narrativa evolutiva, por lo cual, sugeriré que es necesario contar con una *narrativa sinicológica* que vaya describiendo y buscando explicaciones en cada uno de los niveles de la estructura metaholobionte en la que se desarrollan ritmos ecológicos.

En *segundo lugar* (vid. 3.2) definiré los aspectos relevantes de la modificación fenológica del entorno temporal que coinciden con modificaciones biológicas del paisaje simbiótico y paisaje fenológico. Sugeriré que los nichos fenológicos actúan como las “unidades de cambio” en el paisaje temporal del metaholobionte sinicológico. Por otra parte, sugeriré que un cambio en el ritmo de expresión de un mismo patrón simbiótico implica, respecto del ritmo, una novedad, no una mera variación sin relevancia evolutiva. Es debido a esto que al modificar sus ritmos de interacción, los organismos pueden propiciar innovaciones evolutivas siempre y cuando atendamos a actividades de construcción sinicológicas.

Finalmente y en *tercer lugar* (vid. 3.3) realizaré una clasificación de los nichos fenológicos. Postularé *cuatro categorías* de actividades biológicas por las cuales los organismos pueden promover o contrarrestar cambios en la estructura temporal de sus comunidades biológicas, a la vez que distinguiré en cada uno de los niveles de organización sinecológica señalados antes (vid. 1.3.4) estructuras temporales: 1) cronomas, 2) metacronomas y 3) nichos fenológicos. Así mismo, se definirán las consecuencias recíprocas de las actividades de construcción de nichos fenológicos: *los organismos construyen nichos fenológicos cuando modulan proactivamente las relaciones fenológicas de la estructura metaholobionte con un compromiso recíproco por partida doble: hacia sus comunidades biológicas y hacia su entorno bioclimático*. La persistencia de la diversidad de ciclos biológicos, fenologías y cronogramas de ejecución biológica, a distintos niveles, solo es posible mediante una ***coexistencia recíprocamente funcional y cronológicamente rítmica***. De modo que se evaluarán los resultados de la construcción de nichos fenológicos (CNF) en cuatro escenarios posibles, en los que esta puede resultar en la producción de nuevos ciclos biológicos o nuevas fenologías. Se explorará la posibilidad de que las fenologías sean nichos fenológicos construidos.

### 3.1 Estructura fenológica de los Nichos Sinecológicos

En el siguiente apartado se definirán aspectos singulares de la estructura fenológica de los nichos sinecológicos. En *primer lugar* (vid. 3.1.1) me referiré a la reciprocidad funcional y a la sincronización recíproca que en la **estructura holobiocenótica** (vid. 1.3.2) modelan las relaciones simbióticas entre ciclos biológicos anidados. El metaholobionte sinecológico es un sistema de procesos organizados a distintas escalas de magnitud en el espacio y en el tiempo. Desde que toda oscilación de procesos en la Tierra está constreñida por los ritmos de los días, las noches, las estaciones, los ciclos de marea y los meses lunares; cada proceso se estructura sobre estas constricciones temporales. Los ciclos vitales actúan del mismo modo, marcando la pauta en el desarrollo de los ciclos simbiotes, por lo que en *segundo lugar* sugeriré que los procesos constructivos que modifican la estructura de la comunidad son también responsables de facilitar la dinámica sinecológica de la coexistencia al extender las dimensiones simbióticas y fenológicas del ecosistema.

En *tercer lugar* sugeriré que la casuística de la que se sirve la RSTE para ejemplificar las relaciones constructivas de los nichos sinecológicos y fenológicos requiere de una narrativa adecuada al detalle y la naturaleza de las relaciones que se encuentran en estudio. Es necesario descripciones y explicaciones que evalúen cada uno de los niveles comunitarios en los cuales se están desarrollando y construyendo nichos. Esta *narrativa sinecológica* ha de ser complementaria a la *narrativa adaptacionista*, la cual, atiende a los asuntos simbióticos y fenológicos, típicamente, en tanto que rasgos coadaptativos.

En *cuarto lugar* caracterizaré el dinamismo de la construcción de nichos temporales citando dos principios funcionales sinecológicos que permiten tanto el mantenimiento de la estructura simbiótica y fenológica, como su “amplificación” y desarrollo. El primer principio será definido en relación con los procesos homeostáticos que operan en el holobionte; el segundo principio será definido en relación con los procesos de sucesión ecológica por los cuales los ecosistemas se desarrollan permitiendo ampliar las posibilidades de coexistencia. Al incorporar innovaciones fenológicas, en el sistema se abren nichos temporales novedosos.

### 3.1.1 Reciprocidad funcional, sincronización recíproca

*Los nichos sinecológicos son ámbitos más o menos estables de interacción biológica que involucran a toda la comunidad y se definen por compromisos simbióticos y fenológicos. Esta doble cualidad de las relaciones simbióticas: la reciprocidad y el ritmo; resulta fundamental para la coexistencia de los organismos.*

Por un lado, sin **reciprocidad funcional** la coexistencia de los organismos sería extremadamente costosa en términos de energía, pues cada organismo debería responder a su medio de manera independiente movilizándolo recursos exclusivos, siendo en la misma proporción cada organismo el responsable absoluto de la exploración, administración, uso metabólico y recambio de tales recursos. Como consecuencia de esto, una comunidad biológica cualquiera (*p. ej.* una planta, un animal, las selvas tropicales o los arrecifes de coral) sería altamente improbable. Para que una comunidad biológica finita pudiera constituirse en estas condiciones se requerirían, o bien recursos infinitos<sup>107</sup>; o bien, un repertorio infinito de funciones adaptativas<sup>108</sup>. Lo cierto es que la reciprocidad funcional puede construir escenarios ecoevolutivos en los que, más bien, algunos organismos simbiotes reducen sus genomas a un número mínimo necesario de genes que le permitan mantener la complementariedad de relaciones simbióticas que establecen. Existen casos de simbiosis anidada en las que simbiotes bacterianos de insectos (simbiotes primarios) contienen, a su vez, simbiotes citoplasmáticos (simbiotes secundarios). Los simbiotes primarios reducen de modo extremo el número de genes y subsisten gracias a que sus simbiotes secundarios complementan las funciones perdidas, que incluyen entre otras, la producción de los metabolitos necesarios para el mantenimiento de la simbiosis con el insecto (McCutcheon & Von Dohlen 2011; Szabó *et al.* 2017).

De modo que la degeneración del genoma de un endosimbionte bacteriano es impulsada por su propio endosimbionte secundario y se puede degradar masivamente sin

---

<sup>107</sup> Debido a que sin el reparto de funciones metabólicas los organismos serían poco eficientes explotando, usando, metabolizando y restituyendo los elementos o nutrientes.

<sup>108</sup> Pues ante la limitación de recursos tales organismos deberían contar con un repertorio infinito de funciones que les permitan realizar por sí mismos todas aquellas funciones necesarias para explotar, usar, metabolizar y restituir los elementos o nutrientes. Esto implicaría la existencia de genomas extremadamente grandes en términos de genes y mecanismos de expresión subsecuentes. Pero, con todo y esto, la coexistencia y la reciprocidad funcional que no se manifiesta en una comunidad biológica, se estaría manifestando en una comunidad de genes y los mecanismos de construcción de nichos moleculares serían análogos a lo que aquí propongo para los nichos sinecológicos.

transferir genes al huésped (Husnik *et al.* 2013). Podría decirse que la reciprocidad funcional permite la reducción de los genomas interactivos debido a la complementariedad de sus acuerdos funcionales que, a medida que los genomas se reducen, se consolidan. Por ello resulta lógico pensar que la vida sin reciprocidad funcional, en cualquiera de sus niveles de organización, requeriría un repertorio *infinito* de genes. *Que las funciones sean coexistentes no quiere decir que estén pasiva o neutralmente en continuidad espacial unas al lado de otras, sino que se determinan mutuamente y es en virtud de este recíproco acompañamiento por lo que su persistencia es simbiótica.*

Por otro lado, sin ***sincronización recíproca***, la coexistencia de los organismos sería improbable en términos espaciales, pues cada organismo coexistiría junto a otros en todos los instantes de su ciclo biológico. Todos los organismos serían, en este caso, *co-* extensos durante cada una de las etapas en el desarrollo de sus funciones biológicas respectivas. Como consecuencia de esto, una comunidad biológica “acrónica” cualquiera (sin cronogramas de ejecución funcional) sería también en este caso extremadamente improbable. Así que, o bien, tenemos un número finito de organismos funcionalmente idénticos que ejecutan sus funciones en una sincronía absoluta, lo cual no es una comunidad natural; sino que sería, en todo caso, una población finita de entidades clónicas<sup>109</sup> biosintéticas<sup>110</sup>. O bien, existe una comunidad de organismos funcionalmente complementarios, así como completamente coexistentes y *co-* extensos que requieren un espacio infinito para desarrollarse y propagarse. Debido a las implicaciones energéticas esta comunidad completamente *co-* extensa al no poder segregarse en el tiempo, requeriría de un espacio infinito para propagarse, lo que presupone también una cantidad infinita de recursos.

Según puede apreciarse, las situaciones hipotéticas que se han planteado son inverosímiles en todos los casos. Es completamente absurdo concebir para el ecosistema de nuestro planeta: el espacio, los recursos o las comunidades de modo infinito. Es, así mismo, absurdo concebir a los organismos de una comunidad como ejecutores de un

---

<sup>109</sup> Pues cada etapa del ciclo de vida un individuo coincidiría exactamente con una etapa del ciclo de vida de toda la población.

<sup>110</sup> O más bien biogénéticas, debido a que los patrones de expresión de genomas exactamente idénticos dependerían del ambiente y, en consecuencia, no habría una expresión exactamente idéntica. Esto solo podría darse en el caso de que, por ejemplo, se reprima, mediante ingeniería genética, los mecanismos epigenéticos que controlan la expresión en función de señalizaciones ambientales.

conjunto de funciones biológicas aisladas<sup>111</sup>, absolutamente independientes del conjunto de funciones biológicas de otros organismos. O por el contrario, imaginar a los organismos como funcionalmente *omnipotentes*, es decir, ejecutando cada uno todas las funciones biológicas de su ecosistema. Lo mismo debe decirse de la idea de concebir a los organismos de una comunidad biológica como un conjunto de entidades perpetuamente coexistentes y *co-* extensas o monótonamente sincronizadas<sup>112</sup>. *Que los procesos sean rítmicos no quiere decir que estén pasiva o neutralmente unos en sucesión temporal (antes o después) de otros, sino que se acompasan mutuamente y es en virtud de este recíproco acompañamiento por lo que su persistencia es rítmica.*

Tanto las funciones como las sincronizaciones han de ser recíprocas pues esta es la única solución para el *desarrollo de comunidades biológicas* en el único escenario posible de un planeta compuesto por hábitats que es espacialmente finito y heterogéneo. Dicho de otro modo, el desarrollo de la vida solo puede concebirse en comunidades biológicas, y estas solo pueden concebirse como simbióticas y fenológicas pues es así como persisten en el *Sistema Evolutivo Tierra*<sup>113</sup>.

---

<sup>111</sup> Esto es, organismos con una o pocas funciones biológicas. La noción de organismo es incompatible con una noción *mono-* funcional (una sola función biológica). Una “*ultra-especialización*” de tal tipo solo sucede para las partes del organismo o unidad funcional. Así, los orgánulos, respecto de la célula; o los órganos respecto del organismo pueden definirse en estos términos, pero estos por sí mismos, no tienen sentido o realidad sin el todo que los produce y ante el todo con el cual establecen su sentido evolutivo.

<sup>112</sup> Es decir, concebir a las comunidades como compuestas por un solo ritmo de ejecución funcional.

<sup>113</sup> El planeta Tierra tal y como puede estudiarse desde una perspectiva biológica, evolutiva y ecológica.

### 3.1.2 Coexistencia, relaciones simbióticas, relaciones fenológicas

*Si la coexistencia pudiera describirse citando algún tipo de dinamismo por el cual la estructura de la comunidad se modifica, produciendo con ello, nuevas relaciones funcionales o nuevos ritmos de ejecución, los cuales amplían las dimensiones ecológicas y conducen a los procesos adaptativos; habríamos definido así, al menos en parte, la dinámica ecoevolutiva que facilita la coexistencia.*

Un dinamismo tal es la *Construcción de Nichos*. Sin embargo, el tratamiento constructivista de la teoría evolutiva debe llevarse a cabo desde un programa de investigación conducido hacia las relaciones sinecológicas, simbióticas y fenológicas que definen su unidad de estudio: el *metaholobionte sinecológico*. He llamado al fundamento conceptual de este nuevo programa de investigación: *Representación Sinecológica de la Teoría Evolutiva* (RSTE). La concepción del nicho sinecológico, tal y como ha sido planteado hasta ahora expone la agenda de asuntos problemáticos de la cual parte. Esta agenda puede considerarse representada, según los objetivos planteados, por tres preguntas fundamentales:

1.- *¿Cómo es posible la coexistencia de comunidades con una diversidad alfa (número de especies locales) elevada.*

2.- *Si las relaciones ecológicas estuviesen todas ellas mediadas por interacciones simbióticas a escala comunitaria ¿Cómo deberíamos conceptualizar la construcción de nichos?*

3.- *Si la coexistencia mediante cooperación o coordinación funcional es evolutivamente significativa ¿Cómo de importante es en términos evolutivos la sincronización de estas funciones?*

Esta agenda problematiza la coexistencia de los organismos. La coexistencia supone, al menos, dos aspectos de las relaciones cooperativas de las comunidades biológicas. En *primer lugar* supone la coordinación de las *relaciones simbióticas*. En *segundo lugar* supone la sincronización de las *relaciones fenológicas*. Las dos primeras preguntas citadas enfrentan el problema de la coexistencia simbiótica de las comunidades. La tercera pregunta se enfrenta al problema de su coexistencia sincrónica y rítmica. Es respecto a esta última pregunta que se analizan los conceptos de *Nicho Temporal* (NT) y se postula el

concepto de *Nicho Fenológico* (NF). Para los organismos los nichos temporales son análogos, en el eje del tiempo, de los ámbitos ecológicos de segregación. No obstante, la coexistencia implica más que una mera partición de los nichos (Leibold 1995; Chase & Leibold 2003; Kylafis & Loreau 2011). Sea en el espacio o en el tiempo, la coexistencia demanda la proactividad de los holobiontes.

*Si pensamos la evolución como la distribución de las propiedades de los holobiontes en el tiempo<sup>114</sup>, los nichos temporales son los patrones en los que estas propiedades evolutivas se expresan con estabilidad periódica en determinadas relaciones ecológicas.*

La ontogenia, el metabolismo y la etología se estabilizan evolutivamente mediante determinados patrones temporales que facilitan la coexistencia y el acceso a los recursos. Tras estos patrones se encuentra un dinamismo biológicamente estructurado del cual es necesario dar cuenta. Desde una perspectiva sinecológica, por otra parte, estos patrones temporales son construidos biológicamente por consorcios de organismos. Tales patrones temporales de interacción simbiótica son consecuencia, a la vez que causa en la evolución de la estructura sinecológica. Se requiere de una estructura temporal para que las relaciones simbióticas sean recíprocas, un paisaje sinecológico (simbiótico-fenológico) en el que ocurre la selección natural, mas este paisaje sinecológico está siendo construido por los organismos. La distribución de estas propiedades tanto en el tiempo sinecológico como en el tiempo filogenético, depende de los compromisos funcionales recíprocos en el nivel de las comunidades. Atendiendo al nivel de organización general, son *propiedades sinecológicas*; en tanto que atendiendo al modo de sincronización, son *propiedades fenológicas*.

La diferencia clave entre nichos temporales y nichos fenológicos es que los primeros son el aspecto temporal de los nichos adaptativos; mientras que los segundos son el modo temporal de los nichos sinecológicos. Por ello se hablará de aquí en adelante de *nichos fenológicos* para referir sinecológicamente *nichos temporales*.

Hasta aquí se ha tratado a los nichos sinecológicos en una doble vertiente: funcional y temporal. Ahora intentaré diferenciar en *el nido simbiótico del metaholobionte sinecológico* la estructura de las funciones recíprocas, como el haz de una hoja, en cuyo

---

<sup>114</sup> “Evolution relates to the distribution of the properties of organisms over time.” Dupré 2017:3

envés, reconoceríamos *una estructura de inducciones temporales rítmicas*. La estructura del metaholobionte sinecológico estaría constituida por funciones y por ritmos. Al primer constituyente (el haz) llamo ***Estructura Simbiótica*** de la comunidad biológica; mientras que al segundo constituyente (el envés) llamo ***Estructura Fenológica*** de la comunidad biológica.

La estructura simbiótica de los arrecifes de coral, por citar un ejemplo, incluye a la comunidad de cnidarios constructores de colonias en relación endosimbiótica con los dinoflagelados fotosintetizadores. Ambos elementos participan en la conformación de las estructuras coralinas. La estructura simbiótica incluye, además, una gran diversidad de organismos microscópicos, mesoscópicos y macroscópicos que habitan en el arrecife (*p. ej. tiburones, peces, pulpos, gusanos poliquetos, estrellas de mar, plancton, etc.*). Cada simbiote persiste en función de todos los demás. La estructura simbiótica es, podría decirse, un subsistema de interdependencias entre elementos simbióticos que constituyen el sistema sinecológico.

La estructura fenológica de los arrecifes de coral, adicionalmente, incluye el despliegue de las sincronizaciones rítmicas por el cual cada uno de los elementos es funcionalmente recíproco con la totalidad simbiótica de dicho ecosistema. La estructura fenológica en este caso incluiría, entre otros, el ciclo de vida de los dinoflagelados simbiotes y el ciclo de vida de los cnidarios, su transición entre el estado planctónico y sésil, así como los ciclos de producción de los gametos que se encuentran acompañados por los ciclos de marea (Levitan *et al.* 2004). Del mismo modo, la estructura fenológica del metaholobionte coralino incluiría los ciclos de vida de cada uno de los organismos que habitan el arrecife en relación recíproca con los ciclos biogeoquímicos y estacionales. Cada simbiote persiste en sincronía con todos los demás (*cf.* Assis *et al.* 2020). La estructura fenológica puede figurarse como el cronograma mediante el cual se estructura el sistema de interdependencias en la comunidad simbiótica. Cada simbiote persiste en sincronización *de y con* todos los demás. La estructura fenológica es, podría decirse, un subsistema de ritmos y temporalizaciones entre elementos simbióticos que constituyen el sistema sinecológico.

Las ***relaciones simbióticas***, ya ha sido dicho, están fundamentalmente definidas por la contribución que una relación funcional recíproca genera para la coexistencia sinecológica de alguno de sus elementos interactivos. Consideremos un ejemplo. El cuco

común (*Cuculus canorus*) parasita los nidos del alzacola (*Cercotrichas galactotes*). Cuando el cuco alcanza el nido del *alzacola* desplaza uno de los huevos; reemplaza a aquel por uno de los suyos y se aleja. Los progenitores constructores de la nidada no notan la diferencia y empollan a la cría exótica, la cual nacerá antes que los polluelos del *alzacola* y eliminará por sus propios medios el resto de los huevos, monopolizando el cuidado parental. Si bien se trata de una relación de parasitismo de nido aquí es citada en tanto que una *relación simbiótica*. No reparamos en el reemplazo o la destrucción de los huevos del alzacola a causa de la estrategia del cuco, sino que se destaca la coexistencia de dos especies de aves en un mismo nicho mediante un despliegue de funciones recíprocas que facilitan la estrategia descrita. Muchas de las narrativas sobre la competencia de los organismos en sus entornos parecen consolidarse debido a que los investigadores dan especial atención a los eventos dramáticos de una relación biológica, a la vez que hacen uso de alusiones valorativas antropocéntricas para describirla. “El cuco destruye los huevos del alzacola” es una declaración sensacionalista si consideramos que antes se ha desarrollado una historia ecológica y evolutiva conjunta. Entre ambos holobiontes se ha producido una relación recíproca gracias a la cual el cuco ha debido de aprender o estar dispuesto a “investigar” los hábitos reproductivos y parentales de los alzacolas, los que por su parte, es de suponerse, no habrán sido completamente pasivos ante dicho comportamiento.

Tanto el *cuco* como el *alzacolas* establecen una relación funcional recíproca que solo puede describirse citando a ambos elementos de la interacción como parte de una comunidad biológica. Dentro de esta comunidad biológica, ambas especies se relacionan mutuamente de manera simbiótica; pero también establecen, directa o indirectamente, múltiples relaciones simbióticas con otras especies de organismos y comunidades de microorganismos. Es probable que *cucos* y *alzacolas* tengan otro tipo de relaciones sin ecológicas, preferencias de hábitats (Vogl *et al.* 2002), relaciones tróficas, presencia de ectoparásitos, etc. Dadas las asunciones de la representación sin ecológica<sup>115</sup> todas estas relaciones no mencionadas, no han impedido, sino por el contrario, han facilitado múltiples modos de una relación etológica que vincula funcionalmente a las dos especies de aves en una relación de simbiosis que contribuye a la coexistencia sin ecológica. El hecho que los alzacolas no sean extintos por los *cucos* es evidencia de ello. *Solo conocemos la relación entre ambos dada su coexistencia*. La coexistencia es la condición fundamental que

---

<sup>115</sup> De que las comunidades biológicas constituyen organismos metaholobiontes.

posibilita la emergencia de una serie de procesos biológicos, de los cuales el parasitismo de nido es apenas uno de los aspectos, uno evidente en la vinculación de dos ciclos de vida, en efecto, pero no la única relación recíproca del sistema en cuestión.

Así mismo, las *relaciones fenológicas*, están fundamentalmente definidas por la contribución que una relación funcional sincronizada genera para la coexistencia sinecológica de alguno de los elementos interactivos.

Continuemos con un ejemplo algo parecido. El críalo europeo (*Clamator glandarius*) parasita los nidos de la urraca (*Pica pica*). Los críalos, al igual que los cucos, nacerán antes que los polluelos del nido invadido, pero en lugar de destruir los huevos, los críalos esperan a que los polluelos nazcan y “compiten” con la solicitud de alimento. Los padres adoptivos prefieren al polluelo foráneo pues, habiendo nacido antes, exhibe una coloración característica en el interior del pico, la cual impulsa a los padres a privilegiarle por sobre los otros polluelos con sus cuidados. Aunque parece evidente que se trata de una relación oportunista o parasitaria, esta podría generar también ciertos beneficios para las urracas (Canestrari *et al.* 2014).

Sea como sea, este ejemplo se cita aquí en tanto que una *relación fenológica*. No se repara en la competencia que los polluelos del críalo emprenden con una contundente ventaja sobre los polluelos de la urraca, sino que se destaca la coexistencia de dos especies de aves en un mismo nicho sinecológico mediante un despliegue de funciones recíprocas temporalmente organizadas que facilitan la maniobra descrita. El nacimiento temprano de los críalos es fundamental para el desarrollo de esta estrategia. Tanto críalos como urracas establecen una relación funcional recíproca, fenológicamente adecuada, que solo puede describirse citando a ambos elementos de la interacción como parte de una comunidad biológica. *Críalos* y *urracas* establecen un acuerdo implícito en la sincronización de los ciclos vitales de ambas aves. La sincronización incluye, así mismo, un desfase inducido por el cual los polluelos simbioses<sup>116</sup> eclosionan antes. Dentro de esta comunidad biológica, ambas especies se “comprometen” mutuamente en la relación simbiótica ecológicamente persistente; pero también involucran en ella, de modo directo o indirecto, a otras relaciones fenológicas. Además de múltiples factores importa aquí resaltar que estos comportamientos recíprocos son la ejecución de una vinculación funcional

---

<sup>116</sup> Las relaciones de simbiosis incluyen a las de parasitismo.

fenológicamente definida por la interacción de dos ciclos de vida en relación con múltiples aspectos. Los ciclos de ambos organismos están interactuando, induciendo una fenología adecuada para que la relación simbiótica, tal y como es descrita pueda suceder.

Estas estrategias definidas aquí como *simbiosis del desove* son fenológicamente estables y pueden compararse a otras aún más extremas como el caso de los peses ciprínidos *Rhodeus amarus*. Esta pequeña especie de pez habita en los cuerpos fluviales en zonas cercanas a la orilla y dependen de la presencia de mejillones de agua dulce de los géneros *Anodonta* y *Unio* para su reproducción. Las hembras de *R. amarus* por medio de un largo órgano tubular, su ovopositor, depositan entre 2 y 4 huevos en las branquias del mejillón a través del sifón exhalante de este último. El macho inmediatamente suelta su esperma también dentro de la cavidad del mejillón. La fertilización de los huevos del pez se produce internamente en el molusco y al cabo de aproximadamente un mes los juveniles abandonan a sus nodrizas nadando activamente (Smith *et al.* 2004).

### 3.1.3 Narrativa sinecológica-fenológica

Procesos como el metabolismo, el desarrollo, o la evolución pueden representarse como una ejecución musical cuyo poder evocador proviene en gran medida de su capacidad de generar, prologar, suspender o incluso traicionar expectativas” (Bortolameolli 2018). Doolittle & Inkpen (2018) han sugerido que la selección natural ha permitido dos dominios radicalmente diferentes de unidades selectivas. El primer dominio llamado por los autores “los cantantes”, se corresponde con entidades unitarias como genes, genomas, individuos o especies; el segundo dominio “las canciones”, corresponden a procesos, información biológica y del ecosistema que son reproducidos (Baptiste & Papale 2021). El punto clave de la teoría “*Es la canción, no el cantante*”<sup>117</sup> considera que la evolución por selección natural de procesos se entiende y explica más fácilmente como ***persistencia diferencial*** que como ***reproducción diferencial*** (Doolittle & Inkpen 2018). La Teoría de la Construcción de Nichos Sinecológicos y Fenológicos se orienta por el mismo camino al afirmar que en virtud de aquella *persistencia diferencial* de ciclos sinecológicos las comunidades se estructuran fenológicamente. Las “canciones” que se ejecutan son relaciones fenológicas funcionalmente recíprocas en el metaholobionte sinecológico.

Lo importante de las metáforas musicales ampliamente utilizadas en ecología, no es tanto su belleza como la declaración de la importancia que en el ritmo tiene el tempo, la pausa y el silencio. Las melodías que son seleccionadas para mantener la persistencia del metaholobionte sinecológico son fenologías, o si se quiere, haciendo juego a la terminología de la hipótesis *ITSNTS*: “partituras sinecológicas”. La investigación que aquí se desarrolla busca consolidar una representación evolutiva que nos permita atender constructivamente a la evolución de estas partituras que, expresadas en términos apropiados a la investigación sinecológica, son relaciones recíprocas simbióticas y fenológicas. Sugiero que además de los marcos conceptuales e imperativos sinecológicos (*vid.* 1.2) es necesario ampliar nuestras posibilidades narrativas para expresar las agendas de preguntas, los objetivos de nuestra investigación y definir los aspectos fundamentales que caracterizan a la representación sinecológica de la teoría evolutiva sobre determinado aspecto de la realidad biológica.

---

<sup>117</sup> ITSNTS por sus siglas en inglés.

Los ejemplos que han sido citados arriba (*vid.* 3.1.2) se han planteado sinecológicamente, no obstante se expresan manteniendo una **narrativa adaptacionista** puesto que toman el punto de partida de la relación específica por la cual algunos organismos ovíparos actúan como “parásitos desahuciadores de nidos” (Li & Hauber 2021). Se conoce como *parasitismo de nido* a la estrategia coadaptativa por medio de la cual una especie parasita con sus crías el nido de otra especie, beneficiándose la primera de los cuidados parentales de la segunda. Los elementos de estas relaciones son dos poblaciones de especies documentadas en casos particulares y aspectos puntuales. La vinculación específica de ambos organismos se evalúa en relación con costes y beneficios relativos. Sin embargo, una **narrativa sinecológica** deberá evaluar esta relación como anidada en un sistema dinámico de procesos extendiéndose en el espacio y el tiempo ecológico. En este ámbito existen múltiples factores que modulan la coexistencia no solo de ambas especies, sino la coexistencia de cada uno de los elementos que conforman su comunidad: los árboles en el que anidan las aves, los árboles de los cuales estas se proveen de alimento, los ectoparásitos que habitan en su plumaje, la comunidad de bacterias que habita en la cáscara de los huevos, etc. Del mismo modo, una narrativa sinecológica tendría en cuenta los ciclos biogeoquímicos de elementos biodisponibles y los ciclos diurnos y estacionales a los cuales se someten todos los ciclos de vida coexistentes en el sistema.

Siguiendo una narrativa sinecológica empezariamos por definir ¿qué tipo de organismos son los *críalos* o las *urracas*? En *primer lugar* ni los *críalos* ni las *urracas* son organismos en sentido “esencialista”, sino holobiontes. Las aves y en general toda planta o animal sobre la Tierra son comunidades biológicas de microorganismos habitando un hospedador. En *segundo lugar* ni el *críalo* ni la *urraca* son holobiontes discontinuos. Entre el *críalo*, la *urraca* y el árbol donde esta última anida<sup>118</sup> hay una matriz viral, microbiana y eucariota de organismos que constituyen la totalidad del sistema sinecológico (holobiocenosis). La comunidad biológica es una réplica a una escala mucho mayor de un holobionte. En *tercer lugar*, ni el *críalo* ni la *urraca* ejecutan su “drama evolutivo” en un “escenario prefigurado”. Ni los árboles, ni los nidos, ni las aves, ni los microbiontes se encuentran separados entre sí o separados del medio. Desde la perspectiva conceptual fundamental de la ecología evolutiva no existe para el holobionte o el metaholobionte una distinción clara entre lo intrínsecamente orgánico y lo intrínsecamente externo. Es debido

---

<sup>118</sup> Por mencionar solo tres elementos de la comunidad biológica.

a estas interfaces microbianas entre holobiontes que no hay solución de continuidad –ni simbiótica, ni fenológica– entre los organismos y su entorno. Es debido a que los organismos construyen sus entornos modificando la estructura del paisaje adaptativo de toda la comunidad biológica que no existe un dispositivo de referencia para la evolución de organismos desconectados de su trama sinecológica. La evolución de cualquier organismo conlleva ineludiblemente un ajuste recíproco y una sincronización de funciones.

Señalar solamente los *aspectos adaptativos* que relacionan a un rasgo de un organismo y un factor del entorno es efectivamente más simple que describir o explicar un evento sinecológico. Especialmente si se trata del estudio evolutivo de una especie en particular, o si existe identificada una causa genética. Existen razones para ello (*cf.* Archeti 2015), las explicaciones simplificadas son estables y susceptibles de ser comprobadas. Así mismo, las *explicaciones lineales* –aquellas que postulan una causa lineal entre dos eventos, uno anterior a otro– consisten en definir para una función adaptativa los mecanismos *morfo-fisiológicos*, *ontogenéticos* y *filogenéticos* (*cf.* Tinbergen 1963; Bateson & Laland 2013). Pero en ningún caso, relacionan *construccionalmente* los múltiples niveles de organización biológica y menos aún definen a estos niveles como niveles sinecológicos. Incluso si las preguntas evolutivas conciernen a rasgos no morfológicos como son, por ejemplo, los rasgos etológicos (*cf.* Tinbergen 1963), los modelos explicativos se sostienen con base en la explicación relativa a los elementos implicados mecánica, ontogenética y filogenéticamente; pero carecen de un contexto de interpretación de las relaciones dinámicas que construyen proactivamente en el ecosistema. Tal contexto en el cual los organismos modifican las presiones de selección no podía ser adivinado siguiendo la tradición que distingue entre mecanismos y funciones adaptativas; entre causas evolutivas próximas y distales (Mayr 1961) puesto que en esta distinción se confunden la función de un carácter con la historia evolutiva del mismo (Laland *et al.* 2013). Lo cierto es que la función de un rasgo merece considerarse además en su contexto sinecológico. Un problema, según aquí se sugiere, consiste en definir la función del mismo modo que se define el rasgo: conformado por partes. Según la narrativa adaptacionista cualquier función de un órgano adaptativo es una contribución parcial a la supervivencia o potencial reproductivo total de un organismo. Del mismo modo, un órgano es parte de un sistema o de un plan corporal. Esta lógica es oportuna cuando se busca, por ejemplo, explicar el comportamiento de parasitismo de nido o el canto de los cucos como un rasgo que puede distinguirse y separarse funcionalmente de la totalidad biológica, no solo del organismo ni

de su población; sino que puede separarse de su sistema sinecológico. Desde la perspectiva sinecológica esta operación resulta escasa para un comportamiento como el de la usurpación de los nidos o el canto primaveral de los cucos. Ya no podremos fiarnos solamente de las causas mecánicas, ontogenéticas y filogenéticas que contribuyen a la función de dicho comportamiento; sino que hemos de apelar a un conjunto de causas no contempladas hasta ahora en evolución: *causas recíprocas de tipo sinecológico*. Así, estos comportamientos del cuco deberán contemplarse relacionados con el anidamiento sinecológico de funciones y ritmos que lo posibilitan. A las preguntas que dirigen nuestra investigación en evolución y en ecología (*cf.* Tinbergen 1963; Bateson & Laland 2013; Nesse 2013), es necesario –según sugiero aquí– añadir la agenda de preguntas sinecológicas.

*La agenda sinecológica complementa las causas lineales adaptativas y las explicaciones mecánicas, ontogenéticas y filogenéticas con causas recíprocas construccionales y explicaciones sinecológicas.* Tras la aparición de marcos conceptuales alternativos y reveladores (*vid.* 1.2.2), evadir los contextos sinecológicos del panorama causal y explicativo en evolución sería simplemente una declaración, bien de atavismo, bien de una “inactualidad” de las agendas de preguntas de la biología evolutiva.

Los procesos subyacentes a la relación entre dos especies de aves descrita como parasitismo de nido es evidentemente más compleja en el ecosistema que en el papel donde se publican sus descripciones y explicaciones lineales. Aún así, esta relación es sólo un fragmento estrecho del paisaje sinecológico sobre la que esta se ejecuta. Las descripciones causales adaptacionistas están doblemente simplificadas: *a)* tanto en el número y la naturaleza de las causas en un evento, *b)* como en el número y la naturaleza de elementos interactivos. No podríamos, naturalmente, citar todas las causas concurrentes en un evento biológico, citamos sólo aquellas que somos capaces de individualizar. No podemos permitirnos explicaciones largas y complejas y si nos centramos en una explicación que consideramos justificadamente relevante es debido a que si no establecemos una valoración de las causas posibles podría parecer que el tema no se está tratando adecuadamente. Quizá por esta simplificación las explicaciones de tipo genético son abrumadoramente exitosas (Wilson 1975; Hilborn & Stearns 1982; Davidson 2001; Thompson 2003; Waters 2007). En este tipo de explicaciones se asume una causalidad lineal entre genes, productos génicos y funciones adaptativas. Estas explicaciones se evalúan en cada caso bajo la hipótesis de

un gen o conjunto de genes como unidades de variación, herencia y selección. La metodología empleada en las explicaciones genéticas, así mismo, se encuentra optimizada pues permite desligar unidades moleculares de estudio (como proteínas o genes) de la reciprocidad entre procesos del sistema modelo, el mismo que está, a su vez, desligado de la reciprocidad entre los procesos del sistema sinecológico. Así, una función biológica *co-*determinada por la totalidad de su comunidad se estudia como el producto adaptativo de una secuencia de información genética en un modelo experimental.

No debemos por ello renunciar a describir y explicar los eventos ecológicos y evolutivos en términos de su complejidad causal. La narrativa adaptacionista impone este modo explicativo lineal, pero la narrativa sinecológica recurre a la convergencia de causas recíprocas, después de todo, las causas que se perciben como relevantes lo serán en relación con su nivel de explicación (Dowe 1992; Salmon 1984). La narrativa sinecológica propone un *nivel de explicación sinecológico* por el cual se ha de describir cualquier proceso ecológico y evolutivo, como el del parasitismo de nidos en los tres niveles fundamentales (*vid.* Tabla B): 1) microbiota, 2) holobionte, y 3) metaholobionte sinecológico. Debido a que la narrativa sinecológica es intrínsecamente construccional en cada uno de estos niveles se ha de constatar las actividades de construcción que los posibilitan y las consecuencias de tales actividades en la configuración de la estructura del sistema sinecológico.

Daré un breve ejemplo de relaciones sinecológicas en el caso general de las aves, con la intención de hacernos una idea, aun cuando sea leve, de los elementos que podríamos estar obviando en el caso del parasitismo de nido, anteriormente citado. Se ha descrito un microbioma complejo en aves (D'Aloia *et al.* 1996; Dewar *et al.* 2014). El microbioma intestinal de las aves puede intervenir en su nutrición y el desarrollo intestinal (Waite & Taylor 2014). Las aves migratorias transmiten bacterias (Bonnedahl *et al.* 2009) y ectoparásitos a lo largo de sus rutas (Budachetri *et al.* 2017). Las garrapatas (también holobiontes), por ejemplo, pueden a su vez, transportar consigo una comunidad de patógenos humanos (Budachetri *et al.* 2017). El microbioma cloacal de las aves parece estar comprometido con la regulación de una serie de comportamientos reproductivos y el control de una serie de procesos inmunitarios (Videvall *et al.* 2018). Así mismo, las comunidades bacterianas asociadas a la cáscara de los huevos, en relación con las bacterias del entorno, influyen en la sucesión y estructura de la microbiota intestinal de los polluelos (Maki *et al.* 2020). Estas son solo algunas nociones de reciprocidad funcional que nos

permiten extender nuestro entendimiento sobre lo complejas y ubicuas que son las relaciones simbióticas en la estructura de las comunidades. Todos estos estudios demuestran la complejidad del segundo nivel del sistema sinicológico: *el del holobionte*. Queda íntegramente por citar las configuraciones de los otros dos niveles que conforman el metaholobionte sinicológico: *el nivel de la microbiota* existente en la interfaz entre las aves y su hábitat y *el nivel del metaholobionte*.

Dado el dinamismo y la recursividad de la estructura jerárquica del metaholobionte sinicológico (*vid.* 1.3.4) es difícil discernir entre los compromisos de un nivel y los compromisos del resto. En cierto sentido resulta contradictorio aspirar a encontrar descripciones del nivel de la microbiota que no hayan sido investigadas y descritas como eventos concernientes al nivel del holobionte. Si como se ha dicho hace poco, los microbiomas de las cloacas y la cáscara de los huevos son fundamentales para la persistencia del holobionte, ha de repararse en el hecho de que tales comunidades bacterianas son repuestas continuamente a través del entorno biológico o mediante la interacción con otros holobiontes.

¿Cuál es el acuerdo simbiótico, la “economía microbiana” si se quiere, que establecen críalos y urracas intercambiando y modificando recíprocamente la estructura simbiótica de sus contrapartes sinicológicas? ¿Cómo afectan estos intercambios a la relación simbiótica entre críalos y urracas?

Los cuerpos de las aves albergan una comunidad compleja y diversa de microorganismos que influyen en el comportamiento de sus huéspedes. El olor corporal, por ejemplo, es una adquisición evolutiva a la cual por convergencia han llegado todos los organismos vivos. En ella participan directa o indirectamente las comunidades microbianas al producir moléculas olorosas como subproductos metabólicos que modulan los perfiles de señalización bioquímica de sus huéspedes animales<sup>119</sup>. La dinámica de diversidad y abundancia relativa de las comunidades microbianas es regulada en función y en sincronización de factores ambientales y sociales propios de los huéspedes. Las variaciones en las comunidades microbianas afectan el comportamiento social y comunicativo al influir

---

<sup>119</sup> “Animal bodies harbour a complex and diverse community of microorganisms and accumulating evidence has revealed that microbes can influence the hosts’ behaviour, for example by altering body odours. Microbial communities produce odorant molecules as metabolic by-products and thereby modulate the biochemical signalling profiles of their animal hosts.” Maraci *et al.* 2018:1

en las señales de reconocimiento de los anfitriones<sup>120</sup>. Las consecuencias son conespecificas (relativas a organismos de la misma especie), pero además heteroespecificas (relativas a organismos de distintas especies). Así lo que en principio se describe como una relación simbiótica relativa al holobionte está anidada en el nivel de las comunidades bacterianas y la holobiocenosis.

Por ello, es deseable definir amplia y profundamente la comunidad en la que se encuentran anidados los ciclos biológicos, las interacciones simbióticas y fenológicas de críalos y urracas. Así, fórmulas como: “*el cuco destruye los huevos del alzacola*”, o “*el críalo europeo parasita los nidos de la urraca*” podrán ser entendidos en el seno de la narrativa que ha permitido tales descripciones sin que debamos aceptar la literalidad de estas fórmulas o establecer como únicas salidas modelos evolutivos ultra simplificados. Necesariamente *ultra-* simplificados, diríamos en el caso de que sólo contásemos con la narrativa adaptacionista y la única representación de la evolución que con ella es posible. Afortunadamente, no es el caso. La narrativa sinecológica permite atender con mayor libertad conceptual aspectos temporales de la estructura sinecológica que se corresponden con niveles de organización simbiótica en las comunidades. Si bien la simbiosis entre cucos y alzacolas, por una parte, y de críalos y urracas, por otra, está constituida de múltiples factores de reciprocidad funcional, también lo está por múltiples factores de reciprocidad temporal. Los acuerdos funcionales recíprocos –en su ingente diversidad– solo hallan persistencia debido a que se establecen ritmos de ejecución o estructuras temporales sinecológicas por medio de las cuales todos estos se concretan como bucles de interacción. Así en el ejemplo aquí tomado como base de este discurso, críalos y urracas acompañan recíprocamente sus ciclos vitales hasta la coincidencia más notoria de que los *unos* hallan el contexto de incubación y cuidado parental en el nido de las *otras*. Pero, del mismo modo, la comunidad de microorganismos ambientales, la microbiota en el holobionte y la holobiocenosis aportan cada una de estas comunidades con una serie de estructuras temporales que aquí se denominan respectivamente: 1) cronomas microbianos, 2) metacronomas, y 3) nichos fenológicos.

---

<sup>120</sup> “As the diversity and the relative abundance of microbial species are influenced by several factors including host-specific factors, environmental factors and social interactions, there are substantial individual variations in the composition of microbial communities. In turn, the variations in microbial communities would consequently affect social and communicative behaviour by influencing recognition cues of the hosts.”  
*Ídem*

Favorecidos por la narrativa sinecológica y en base a la evidencia actual cabe preguntarse: *¿Hasta qué punto la fenología de crialos y urracas (nichos fenológicos) está definida por las inducciones cíclicas de la comunidad de microorganismos ambientales (cronomas microbianos) que inciden y han incidido en la construcción de los ciclos vitales de ambos holobiontes (metacronomas holobiónticos). El nicho compartido entre ambas especies ¿qué otros cronogramas de ejecución sinecológica está delatando?*

Como vemos la narrativa sinecológica ofrece un fundamento descriptivo para un marco explicativo con más *amplitud* y más *profundidad*. ***La amplitud del marco explicativo*** estaría definida por la investigación de conexiones causales interactivas que ocurren a distintos niveles del metaholobionte sinecológico (microbiota, holobionte y metaholobionte) y haría explícitos en un mayor número de casos los acuerdos funcionales-fenológicos. ***La profundidad del marco explicativo***, así mismo, estaría definida por la investigación de causas genuinas que constituyen el paisaje simbiótico y el paisaje fenológico en que los organismos evolucionan. La selección natural opera sobre un paisaje simbiótico-fenológico construido por comunidades biológicas. El movimiento dinámico de esta estructura en el que *–se estructuran–* los organismos como holobiontes y metaholobiontes constituye el “objeto” procesal de investigación que la representación sinecológica de la teoría evolutiva busca investigar (*vid.* 1.3).

### 3.1.4 Dinámica de la Construcción de Nichos Temporales

La construcción de los entornos se desarrolla sinecológicamente de acuerdo con dos principios de *auto-* organización que retroalimentan entre sí: *i)* uno de ellos regula y mantiene la dinámica de los consorcios simbiótico-fenológicos; mientras que *ii)* el otro produce instancias simbióticas y fenológicas comunicando e instalando tales procesos en el anidamiento de los consorcios existentes. Dada esta constitución de la estructura del metaholobionte sinecológico llamaré *principio homeostático* al primero y *principio generativo* al segundo.

El principio homeostático se expresa como el mantenimiento de la estructura funcional del metaholobionte sinecológico y sus cronogramas de desempeño a lo largo del tiempo y ante el recambio constante de sus componentes individuales. Los procesos se mantienen anidados y estabilizados de modo coherente alrededor de la estructura sinecológica madura donde la *evolución del sistema sinecológico* (sucesión ecológica de las comunidades) avanza hacia estados mínimos de disipación de energía (Margalef 1959b, 1962, 1974). La sucesión ecológica de comunidades depende por completo de la continuidad de la estructura simbiótica y fenológica. Ya sea mediante la reciprocidad funcional de las conexiones simbióticas, o bien, mediante inducciones rítmicas globales (como ciclos diurnos, estacionales y biogeoquímicos) o locales (como las variaciones biometeorológicas y ritmos generacionales de los organismos), el metaholobionte mantiene la continuidad de su estructura dinámica pese a fluctuaciones estocásticas. Ningún estudioso serio de los procesos de sucesión ecológica ha afirmado jamás que esta se componga de unidades discretas (Braun 1958).

Mientras los acuerdos simbióticos y fenológicos persistan en la estructura sinecológica, el metaholobionte sinecológico se mantiene, pese al nacimiento, la muerte y la migración de individuos o poblaciones. Una ruptura de estos acuerdos ya sea por la introducción, desplazamiento o extinción intempestiva de cualquier comunidad, o así mismo, por los cambios acelerados de las variables climáticas y meteorológicas; fragmentará al metaholobionte sinecológico en comunidades funcional y fenológicamente discontinuas por lo que el principio homeostático desaparecerá a escala del metaholobionte sinecológico y su holobiocenosis, aunque seguirá operando en otros niveles sinecológicos inferiores (comunidades microbianas, holobiontes). Así por ejemplo, la introducción de

una especie invasora (algunas estrellas y gasterópodos marinos) en un contexto de cambio climático destruye la estructura sinecológica de los arrecifes de coral y pone en riesgo su vitalidad. Aunque otras unidades sinecológicas coralinas (comunidades microbianas y holobiontes) puedan subsistir en el corto plazo, desaparecerán, en tanto que nivel de organización sinecológico, en el mediano o largo plazo. Las comunidades *bio-exiliadas*, desprendidas del anidamiento simbiótico-fenológico en el que su persistencia tenía un sentido evolutivo (adaptativo) y ecológico (construccional) están condenadas a la desaparición, pues el conjunto de inercias, filogenéticas y sinecológicas no les permitiría reestructurar el nicho simbiótico y fenológico perdido a partir de las condiciones en las que se ven inmersas y en el tiempo necesario para construir otro anidamiento sinecológico.

El principio homeostático es análogo en el metaholobionte sinecológico al principio que mantiene la fisiología de los holobiontes individuales con la gran diferencia de que en los procesos fisiológicos del metaholobionte sinecológico anidan múltiples procesos ontogenéticos interconectados, los cuales mediante sus actividades recíprocas construyen sinecológicamente y modifican las presiones de selección. La modificación activa de las presiones de selección a través de las sucesiones de comunidades tiene a reducir los flujos de energía, aumentando la complejidad del metaholobionte, y en consecuencia, potencializando en la misma proporción las actividades sinecológicas que dependen del principio homeostático.

Por su parte, el principio generativo es aquel en virtud del cual el dinamismo estructural del metaholobionte sinecológico facilita la progresión en su complejidad, significando *progresión* el empleo de un mayor esfuerzo colaborativo o una mayor rentabilidad en las consecuencias sinecológicas de la construcción de nichos simbióticos y temporales. Como expresión de este principio las actividades de ***construcción del sistema sinecológico*** pueden conducir a la generación, tanto de variaciones como de innovaciones ecoevolutivas que pueden ser de tipo morfológico, simbiótico o fenológico. Las actividades de construcción de nichos sinecológicos pueden conducir a ***variaciones morfológicas*** como sucede en los eventos de *ciclomorfosis* cuando los organismos modifican –vía plasticidad fenotípica– su tamaño o forma de modo estacionario o inducidos por las actividades de los organismos coexistentes. Puede suceder que este tipo de actividades conduzcan a ***variaciones simbióticas*** como cuando los organismos establecen nuevos acuerdos simbióticos o rechazan en cierta medida algunos de los ya establecidos, por

ejemplo, al redistribuirse a partir de una comunidad de plantas los recursos florales entre una comunidad de insectívoros polinizadores. Las actividades de construcción de nichos sinecológicos conducen además a *variaciones fenológicas* cuando los organismos permanecen en latencia o aceleran eventos ecológicos significativos para su sobrevivencia como en el caso de animales dependientes de charcas estacionales, arroyos intermitentes o de películas de agua que aceleran el desarrollo o detienen las tasas metabólicas cuando éstas se secan sin cambios en la morfología (Tejedo *et al.* 2010). Puede suceder además que en lugar de variaciones morfológicas, simbióticas y fenológicas, el metaholobionte sinecológico dé lugar en algún sector de sus consorcios biológicos a innovaciones evolutivas.

En este caso serán *innovaciones morfológicas* aquellas que pueden definirse como rasgos morfológicos novedosos, nuevos elementos de construcción en un plan corporal que no tiene contraparte homóloga en la especie ancestral ni en el mismo organismo. (Müller & Wagner 2003). Dado a que estas son conceptualizadas de modo general como rasgos morfológicos constatables en organismos individuales y clados, no incidiré más. Las *innovaciones simbióticas*, por otro lado, se producirán en distintos niveles mediante la asociación novedosa entre miembros de este o de distintos consorcios sinecológicos. Los nuevos acuerdos pueden producirse de manera transitoria o persistente aunque es de esperar que, finalmente, mediante construcción de nichos y selección natural se instauren en la estructura sinecológica modificando el paisaje simbiótico. Así, las actividades de construcción en virtud del principio generativo pueden desembocar en la producción de nuevos nichos, lo que reestructura y ajusta la totalidad sinecológica.

Finalmente, las *innovaciones fenológicas* se producirán mediante instancias de ritmo o duración en los cronogramas de desarrollo embrionario, postembrionario, etológicos y sociales. Esta modificación en el *cronometraje* (timing) podría permitir la adquisición de nuevas sincronizaciones en reciprocidad a variaciones o novedades morfológicas o simbióticas producidas mediante la construcción de nichos. La frontera entre una variación y una novedad fenológica es difícil de distinguir puesto que la dimensión instanciada –la del paisaje temporal– es una dimensión que permite definir la novedad biológica en independencia de las relaciones causales o de los circuitos simbióticos. Si mantuviésemos todos los elementos de una comunidad biológica, así como cada una de las relaciones de dependencia causal recíproca, sería posible que se generaran novedades, incluso radicales,

con la mera modificación de los cronogramas de ejecución de la relaciones para tales elementos.

Ambos principios, el homeostático y el generativo interactúan permitiendo la incorporación de variaciones e innovaciones en la estructuración simbiótico-fenológica del sistema. Las variaciones pueden ser asimiladas “metabólicamente” como actividad del principio homeostático o pueden con base al principio generativo producir relaciones simbiótica o calendarios fenológicos novedosos.

### 3.2 Modificación fenológica del entorno temporal

Aquí abordaré el asunto de la modificación sinecológica de los entornos temporales. Desde una perspectiva clásica, todo nicho está definido por una serie de coordenadas impuestas por la disponibilidad de los recursos en el espacio y en el tiempo. El nicho de una abeja está constituido de manera sobresaliente por los recursos florales. Algo que puede sintetizarse en la definición de su rol trófico: *la nectivoría*. El rol trófico de la abeja es la contraparte adaptativa de rasgos que mejoran la aptitud de las plantas con flores, a saber, la dispersión del polen por parte de los insectos: *la entomofilia*. Así mismo, también el nicho de una abeja está definido por tasas de radiación solar específicas, cantidad de humedad en el ambiente, momento y duración de la apertura de un conjunto de flores que ofrecen sus recursos, etc. Todos estos elementos ecológicos y climáticos locales convergen en la definición de “una mañana de primavera”. La idea de encontrarnos con abejas alimentándose del cadáver de una vaca<sup>121</sup>, nos resulta tan extraña como la idea de verlas libando y polinizando durante la media noche de un día de invierno. Las abejas no son como las larvas de las moscas –necrófagas–; ni como las polillas –nocturnas–. El nicho ecológico, adaptativo o trófico de la abeja está fundamentalmente definido en relación con los recursos florales de plantas específicas y recíprocamente por su polinización. El nicho temporal de la abeja estaría definido, igualmente, por sus cronogramas de actividades diurnas y estacionales. El nicho temporal puede medirse en relación con una multitud de parámetros. Un parámetro común para evaluar los nichos temporales de los organismos es su actividad locomotora, podríamos observar tanto en condiciones de laboratorio como en hábitats naturales los momentos del día y del año en los que las abejas son más activas y definir así patrones de actividad diarios y estacionales asociados con las actividades específicas que realizan. Estos patrones demostrarán la existencia de un fenotipo para la abeja respecto a sus actividades recolectora y polinizadora, y complementariamente, un fenotipo para las plantas respecto de su actividad reproductiva. Se definiría de este modo que las abejas expresan un fenotipo diurno y primaveral en coincidencia con la disposición de los recursos florales. Los fenotipos diurnos y primaverales de abejas y plantas coinciden. Esta coincidencia entre nichos temporales específicos en relación con los patrones diurnos y estacionales del medio ambiente se conoce como fenología.

---

<sup>121</sup> Para los antiguos griegos las abejas nacían del cadáver de las vacas; mientras que las avispas del cadáver de caballos.

He venido configurando una definición de la fenología según relaciones simbióticas de tipo holobiótico. Así la fenología sería *el estudio de las relaciones sinecológicas entre nichos temporales anidados*. Un nicho temporal, como veremos es siempre un nicho fenológico, debido a que en cualquier manifestación rítmica convergen acuerdos simbióticos de comunidades de organismos.

En el ejemplo citado, los fenotipos a los cuales se hace referencia son, por un aparte, nichos temporales diurnos (máximos de actividad a lo largo del día), nichos temporales estacionales (máximos de actividad a lo largo del año) para la planta y el insecto; así como una fenología que vincula ambos nichos temporales en una interacción simbiótica que podríamos llamar *fenología de la polinización*. La fenología de la polinización en este caso tendría una definición estacional (ciclo de la floración, fructificación germinación), una definición diurna (apertura y cierre de la flor) y hará referencia a un insecto específico y a una planta específica. De modo que la relación fenológica temporal de dos especies es, así mismo, específica. Es de suponer que un reloj floral<sup>122</sup>, como el que construyó Linneo, puede completarse hasta definir en él una precisión tal, que si pusiéramos a todas las plantas con flor cuyo comportamiento floral de apertura y cierre es circadiano, obtendríamos un reloj en constante movimiento que definiría ondas continuas de aperturas y de cierres a lo largo del día. Es de suponer –como contraparte evolutiva a las plantas que ofrecen recursos florales– una sucesión de animales polinizadores cuya actividad específica puede considerarse dentro de un proceso mucho más general que manifiesta, como en el reloj floral imaginado, un constante movimiento que definiría, así mismo, ondas continuas de visitas florales. Hasta aquí las cosas ya se han vuelto mucho más complicadas que al analizar una abeja y una flor durante un momento de una mañana primaveral. Ahora tenemos una función ecológica particular –la nectivoría– en reciprocidad con otra –la entomofilia–.

Las cosas pueden complicarse aún más, si bien para resolverse por sí mismas desde otra perspectiva, utilizando otra representación de la evolución biológica: *la RSTE*. Los cronogramas de actividad podrán evaluarse, además, para un conjunto de funciones distintas al comportamiento polinizador y nectívoro de las abejas. Podríamos, por ejemplo, definirlo en relación con el ciclo reproductivo de las abejas y el ciclo reproductivo de las

---

<sup>122</sup> Un arreglo de plantas con flor ordenadas alrededor de un eje, de modo tal que el orden cronológico de su apertura a lo largo del día coincida con su ordenamiento en la circunferencia.

plantas; podríamos definirlo en función de las interacciones que tanto las abejas o las plantas establecen con otros organismos (biocenosis) y con una alta diversidad de comunidades microbianas ambientales (holobiocenosis). Podríamos evaluar comportamientos etológicos y culturales de las abejas, así como “etologías” de la planta en relación con todo tipo de factores, o evaluar a las abejas y las plantas como holobiontes; y finalmente, como parte de un sistema metaholobionte. Si analizáramos el repertorio conductual de las abejas desplegados en todos sus niveles nos enfrentaríamos a “programas temporales” tanto más complejos cuanto más plásticos sean estos (Hut *et al.* 2012).

Abordar estos asuntos será el objetivo de esta sección, para ello, en *primer lugar* (*vid.* 3.2.1) sugeriré que al tratar con fenologías y no con rasgos morfogenéticos estaremos obligados a establecer nuevos criterios para definir y distinguir la *variabilidad* y la *innovación* en un ritmo biológico, un nicho temporal o la fenología de un acuerdo simbiótico en cualquier nivel del sistema sinecológico. La modificación de los cronogramas de interacción simbióticos o *construcciones de nichos fenológicos* ofrecen un tipo de variabilidad para que actúe la selección natural, produciendo nuevas relaciones simbióticas y nuevas fenologías. Especialmente señalaré que no son necesarias grandes modificaciones genéticas en los planes de organización para producir innovaciones evolutivas. Desde una perspectiva sinecológica que valora los procesos y su temporalidad, a la vez que considera como secundarias la morfogénesis de entidades homólogas; la variabilidad en los cronogramas de acuerdos simbióticos es fuente de innovaciones evolutivas. Incluso si se mantienen las mismas relaciones funcionales y los mismos acuerdos simbióticos entre los mismos elementos, la modificación de los cronogramas de esos acuerdos es suficiente, por sí misma, para desencadenar variaciones fenológicas. Las que pueden resultar, en base a ciertas condiciones sinecológicas, en novedades evolutivas.

En *segundo lugar* (*vid.* 3.2.2) describiré la estructura sinecológica conformada por un paisaje simbiótico y un paisaje fenológico. El primer aspecto define la estructura simbiótica de la comunidad, el segundo su estructura temporal. La construcción de nichos es la modificación de cualquier relación en la estructura simbiótica o en el andamiaje temporal del paisaje sinecológico. La modificación fenológica del entorno temporal será definida como *Construcción de Nichos Fenológicos* (CNF).

En *tercer lugar* (*vid.* 3.2.3) caracterizaré el paisaje temporal y fenológico asegurando que la modificación de un cronograma biológico en el despliegue de cualquier función

conduce a una reestructuración temporal en la totalidad de despliegues funcionales del metaholobionte. Los ritmos biológicos son la manifestación de los acuerdos temporales de coexistencia que declaran la estructura temporal del paisaje evolutivo<sup>123</sup>, instada en cada uno de los nichos temporales de la comunidad biológica. Los ritmos biológicos no pueden entenderse ni deben caracterizarse como una parte discreta de la comunidad, al estilo en el que los individuos caracterizan a una parte discreta de su población. Los ritmos biológicos deben distinguirse como la iteración de procesos similares<sup>124</sup> con relación a un *continuo co- evolutivo y multi- específico* en el que se despliegan las funciones biológicas de la comunidad.

Si en lugar de tomar como proceso de estudio las *coadaptaciones* de la abeja con la planta en floración, tomamos la función sinecológica de la polinización; entonces seríamos capaces de describir este paisaje temporal continuo de “*coevoluciones*” anidadas, que producen múltiples procesos sinecológicos, uno de los cuales puede definirse como la función polinizadora. Partiendo de aquí, las Actividades de Construcción de Nichos Sinecológicos (ACNS) tendrán una repercusión fenológica amplia, evolutivamente relevante, a diferencia de cuando se describen actividades restringidas de construcción de nichos en las cuales la fenología no es considerada.

*En tanto que duración y sucesión de procesos sinecológicos simbióticamente recíprocos, el tiempo es un paisaje orgánicamente construido; cuya modificación, potencialmente, reestructura a las comunidades biológicas induciendo en ellas nuevos ciclos biológicos y nuevas fenologías.* La construcción orgánica del paisaje temporal tiene profundas implicaciones sinecológicas y adaptativas<sup>125</sup> referidas a múltiples niveles de estudio.

---

<sup>123</sup> El paisaje evolutivo no debe confundirse aquí con el paisaje adaptativo ni con el paisaje epigenético.

<sup>124</sup> “There are indeed few features that are ubiquitous in biology, but the iteration of similar processes seems to be one of them.” Bailly *et al.* 2011:3

<sup>125</sup> Se ha aclarado que estos paisajes son analogías de una estructura que aquí ha sido llamada metaholobionte sinecológico.

### 3.2.1 Variaciones e innovaciones fenológicas

Desde otras representaciones de la teoría evolutiva como la *Biología evolutiva del Desarrollo* (Evo-Devo) se ha dado protagonismo a las limitaciones, en ciertos casos dramáticas, que experimentan los procesos morfogenéticos (desarrollo de las formas maduras de los organismos), como consecuencia de las interacciones epigenéticas de los embriones (*cf.* Alberch 1982). Estos *sesgos* evolutivos o *constricciones* del desarrollo se expresan o evalúan típicamente a través de discontinuidades y cambios en la direccionalidad de las transformaciones o modificaciones de las formas biológicas, sean estas órganos o planes corporales. Aquí hay una marcada diferencia entre la Evo-Devo y la RSTE. Esta última no dirige su atención a las modificaciones de las formas biológicas, sino hacia las modificaciones relacionales entre acuerdos simbióticos amplios (construcciones de nichos sinecológicos; *vid.* Cap. 2) y sus fenologías o sincronizaciones. El término fenología sugiere *siempre* una relación temporal entre ciclos biológicos, biogeoquímicos y periodos ambientales. En consecuencia, la modificación de una fenología implica la modificación de la estructura temporal sinecológica. Por ello, se ha dicho antes (*vid.* 1.1.1), la sinecología puede considerarse una *biología evolutiva del desarrollo de los sistemas sinecológicos*<sup>126</sup>. En este ámbito problemático de la biología, las modificaciones morfológicas de los individuos, o la distribución de los alelos responsables en las poblaciones respectivas, no resultan importantes como punto de partida. Estos aspectos conciernen a rasgos adaptativos de unidades evolutivas –de selección y evolución– como genes, genomas, individuos, poblaciones o especies y no a los aspectos sinecológicamente relevantes como las relaciones simbióticas o fenológicas que constituyen los procesos ecológicos.

En su desarrollo, el sistema sinecológico experimenta modificaciones estructurales que alteran, en muchos casos dramáticamente, los nichos sinecológicos y las fenologías de los organismos. *Por una parte*, los rasgos que se evalúan desde la perspectiva fenológica en el desarrollo de las comunidades son procesales y no morfológicos. No obstante, los rasgos se han asumido tradicionalmente como la

---

<sup>126</sup> A la que podría denominar provisionalmente –y en juego con otras representaciones de la teoría evolutiva– : Biología Evolutiva del Desarrollo Sinecológico o si se prefiere en inglés: Evolutionary Biology of Synecological Development (Evo-Syneco-Devo), la que incorpora el construccionismo de nichos temporales, desde la perspectiva estructural que se ha nombrado aquí *construcción de nichos fenológicos*.

consolidación fenotípica que resulta de la interacción entre una presión selectiva y una función adaptativa (Bateson & Laland 2013). La noción tradicional de rasgo evolutivo expresa la adaptación a un nicho selectivo por medio de un fenotipo típicamente morfológico. A pesar de ello, la naturaleza de los rasgos es procesal. Del mismo modo los sesgos del desarrollo, *por otra parte*, se encuentran temporalizados, es decir, extendidos en el paisaje temporal del ecosistema. No se trata solamente de restricciones impuestas a la direccionalidad de la selección natural que obedecen a un **“plan de desarrollo”** filogenético alterado por mutaciones o regulado por eventos ambientales (epigenético). Se trata además, y principalmente, de constricciones temporales construidas por **“ejecuciones conectadas del desarrollo”** simbiótico-fenológico en el que participan el conjunto de las herencias ambientales (*vid.* 2.3.2) en circuitos anidados de causalidad recíproca. La evolución es en efecto el resultado de una naturaleza dinámica, pero los mecanismos genéticos y la variabilidad de esos mecanismos genéticos del desarrollo no agotan dicha naturaleza evolutiva. Aunque es evidentemente necesario comprender las tendencias filogenéticas que definen el universo de las posibles morfologías (Alberch 1982), este planteamiento es pertinente, pero no central desde la agenda de investigación presentada. *Las interacciones del desarrollo son simbiótico-fenológicas y definen especialmente un universo de las temporalidades, fenologías o ritmos sinecológicos posibles que imponen límites a la acción de la selección natural. A cambio de un morfo- espacio de posibilidades la RSTE atiene a las posibilidades fenológicas que ofrece la construcción de relaciones simbióticas.*

Aunque las constricciones ecológicas aportan a los cambios morfogenéticos (Beldade & Monteiro 2021; Niimi & Ando 2021; Howenstine *et al.* 2021; Di Stilio & Ickert-Bond 2021) se otorga poca relevancia a lo que podríamos denominar las constricciones no morfológicas o fenológicas. La RSTE busca definir las condiciones bajo las cuales las comunidades biológicas construyen el sistema sinecológico en el que el dinamismo evolutivo se desarrolla. Si bien las variaciones de la morfología pueden mapearse en la variación genética mediante el estudio de los mecanismos morfogenéticos (Brakefield *et al.* 2003), *la RSTE preferirá estudiar las simbiología del sistema sinecológico para explicitar variaciones fenológicas que se mapearán en el registro de las actividades constructivas comunitarias.* Como vemos es un cambio radical de perspectiva y pese a ello complementario de las representaciones estándar de la teoría evolutiva.

Desde la perspectiva de la RSTE el plan de desarrollo no se encuentra en un organismo (nivel de selección) ni se hereda dentro de una población o especie (nivel de evolución) puesto que no es un plan de desarrollo morfogenético. Los procesos anidados del desarrollo simbiótico se encuentran en una interfaz entre el programa de desarrollo de los organismos y el anidamiento sinecológico de la comunidad. No existen locus (coordenadas genéticas), ni cromosomas (material genético condensado), ni genomas (plan morfogenético) para las funciones anidadas en el metaholobionte sinecológico. Existen acuerdos simbióticos y fenológicos que hemos de describir y explicar con nuestro Programa de Investigación Sinecológico-Evolutivo, el que nos permitirá constatar que además de modificar sus relaciones simbióticas los organismos modifican sus relaciones fenológicas. Esto implica que la RSTE en contraste con la *Eco-Evo-Devo* postula, *por una parte*, que los ritmos ecológicos son fuerzas evolutivas que inciden causalmente en la evolución de los organismos, a la vez que son constricciones que regulan y determinan cambios en la temporización de los procesos simbióticos, constricciones respecto a periodos máximos para la duración de un proceso biológico anidado en interacciones simbióticas<sup>127</sup>.

Los ciclos vitales definen mediante su interacción simbiótica la duración y la secuencia del desarrollo de los organismos simbioses. La alternancia entre días y noches determinan la duración de un sinnúmero de procesos evolutivos como los ciclos de actividad biológica. Estos ciclos han influido en adquisiciones evolutivas extremadamente complejas como ciclos de división celular, el sueño, la reproducción y la muerte. La sucesión de las estaciones ha producido otros tipos de innovaciones evolutivas complejas como los comportamientos reproductivos sexuales migratorios (Åkesson *et al.* 2021) y los ciclos de senescencia celular. La sucesión de los ciclos de marea probablemente haya estado implicada en la colonización de la tierra a partir de la vida marina. *La fenología es el aspecto fundamental del tiempo biológico.*

Es oportuno recordar la definición de construcción de nicho sinecológico: *La modificación orgánica del entorno que altera cualquier nivel de **interacciones simbióticas y fenológicas** de la comunidad biológica; mediante actividades cooperativas, coordinadas*

---

<sup>127</sup> Aunque desde la perspectiva de la biología evolutiva del desarrollo cobran vigor explicativo los procesos de la heterocronía. Sin embargo, según la interpretación que se aquí se desarrolla la heterocronía estudia los ritmos de despliegue de un programa filogenético siendo irrelevantes en su definición los despliegues sinecológicos del desarrollo de los organismos.

*y sincronizadas que contribuyen a la coexistencia sinecológica de alguno de sus elementos interactivos.*

De modo que cualquier relación simbiótica instada por una variación activa –tanto en la naturaleza de las funciones recíprocas como en el ritmo de ejecución de tales funciones– es comprendida como actividad constructiva de nichos sinecológicos. Queda claro, según esta definición, que puede hacerse una distinción en lo que concierne a las relaciones funcionales en tanto que *estructura simbiótica*; y lo que concierne a las relaciones temporales, en tanto que *estructura fenológica*. Un cambio en el ritmo de expresión de un mismo patrón temporal implica, respecto del ritmo, una novedad; no una mera variación sin relevancia evolutiva. Intentaré aclarar este punto.

Pensemos en un ritmo que se establece entre dos eventos, por ejemplo, el sonido de mis pasos sobre la madera y la repetición de una palabra llana de cuatro sílabas que intento conservar en la memoria. Me levanto de mi lugar de escritura en busca de un diccionario y camino hacia las estanterías de la biblioteca repitiendo para mis adentros la palabra en cuestión. Noto después de unos cuantos pasos, y otras tantas repeticiones de la palabra, que mi pie izquierdo, por ejemplo, coincide con la sílaba acentuada de la palabra “ho-lo-bion-te”. He aquí un sonido en un *tempo* particular que me distrae de otras acciones o pensamientos. Sucede de inmediato, que una persona tambalea sobre la escalera frente a la estantería donde está el tomo del diccionario que busco, la observo a la distancia. Intento aproximarme a ella con rapidez para brindarle mi socorro, pero en lugar de dejar abruptamente de producir el ritmo entre mis pasos y la palabra, acelero el *tempo*, varío la velocidad de mis pasos y por inercia aumento la velocidad en la repetición de mi palabra. Produzco de este modo una nueva frecuencia que, aunque dura muy poco, mantiene la coincidencia de mi pie izquierdo con la sílaba acentuada en un solo golpe. Este nuevo ritmo finalmente se extingue cuando entrego por completo mi atención y mi cuerpo a la tarea de auxiliar a tal persona. Así pues, una misma relación sucedida entre los dos mismos elementos (la repetición de las sílabas y mis pasos) puede ser novedosa respecto a dos *tempos* que tiene de darse. Puede objetarse que estos dos modos rítmicos son variaciones y no novedades y que el ritmo más acelerado es una variación del más lento. Esto sería así, si concibiéramos el ritmo como un elemento disociado, como una parte discreta que pertenece a un todo aislado. La objeción sería adecuada si nos figuráramos el tiempo como una extensión en la que cayeran, en un caso menos repeticiones y en otro caso, más

repeticiones de los elementos que producen el ritmo mediante una misma relación. Pero el ritmo no es, como el paso o la sílaba, un elemento discernible de otros, como la madera en el suelo o mi zapato. El ritmo es una relación entre múltiples procesos que confluyen en un acuerdo temporal continuo y recíproco. El ritmo que invento entre mis pasos y la evocación de la palabra remite a mi musculatura, a mi sistema nervioso y a un momento en particular de mi vida que, entre muchas otras cosas, remite a mi inquietud por conocer el significado exacto de la palabra *holobionte*. En el momento que cambio el ritmo de la relación cambia también el acuerdo de dicha confluencia: se aceleran músculos, se estimulan de modo distinto mis sentidos y en el nuevo ritmo confluyen otras emociones que coinciden con las del vértigo de quien está a punto de caer. Aún cuando los elementos e incluso el patrón de sucesión de estos elementos sean los mismos, el nuevo ritmo es, en efecto, novedoso, por cuanto modifica totalmente los procesos que concilian su expresión en el ritmo producido bajo tales circunstancias específicas. Del mismo modo, un grillo estridula con un ritmo novedoso atendiendo al cambio de temperatura del ambiente ante el cual todo el nicho acústico se modifica. Es a esta totalidad en la modificación de la actualidad del sistema sinecológico que se llama aquí *novedad*. Aunque por sí misma esta novedad no tiene repercusiones evolutivas, de persistir dadas ciertas condiciones en la estructura sinecológica, podría generar un nuevo nicho acústico; el cual modificaría en al menos algún sentido sinecológico la estructura del paisaje acústico y adaptativo.

Intentemos ahora otro experimento mental. Pensemos en la duración de un día terrestre y permitámonos imaginar un día con una duración distinta. Un día que dure, digamos 12 horas, o un día que dure 48 horas. Estos mundos han de imaginarse como planetas Tierra paralelos, pues solo difieren respecto de nuestro planeta en que la duración relativa de sus días dura la mitad y el doble, respectivamente. Pese a que todos los elementos ya están dispuestos en el mundo terrestre, y los patrones, casi por lo mismo, ya están fijados por la inercia temporal de un día de 24 horas; un día con la duración de medio día, o uno con una duración de dos días, sería algo novedoso. La novedad estaría dada en la duración establecida de cada uno de los elementos y la duración de las relaciones temporales entre ellos. Un día de 24 horas es una duración terrestre. Un día de 12 o uno de 48 horas es, por decirlo de cierto modo, una duración *extra-* terrestre, un mundo paralelo. Pese a que en estos planetas Tierra hipotéticos la totalidad de los elementos y la totalidad de sus relaciones permanecen invariables en cuanto al número, espacio y forma, respecto de la Tierra, la totalidad de estos es radicalmente novedosa en cuanto a su duración.

Pensemos ahora de modo simétrico en organismos que, por uno u otro motivo, acortan o prolongan la duración de su “día interno”. Experimentos, llevados a cabo con hámster dorado (*Mesocricetus auratus*), por ejemplo, pusieron en evidencia una mutación genética que acorta drásticamente el período en el ritmo locomotor circadiano de estos roedores. Según concluye el estudio, los animales salvajes tienen ritmos con periodos libres de un promedio de alrededor de 24 horas; los animales heterocigotos para la mutación tienen períodos de aproximadamente 22 horas, mientras que los animales homocigotos tienen ritmos con períodos cercanos a las 20 horas<sup>128</sup>. La modificación rítmica de estos animales ha hecho que todos los procesos fisiológicos y etológicos que hallaban expresión coordinada en un ritmo locomotor, correspondiente con la rotación de la Tierra, ya no sean sincrónicos con la duración de un día terrestre. La evolución es productora de ritmos en los cuales una variedad de características evolutivas confluye procesalmente. Los hámster mutantes cuyo ritmo era de 20 horas no vivieron por mucho tiempo cuando fueron expuestos a ciclos de 24 horas, sin embargo, vivían con normalidad si eran sometidos a un ciclo de 20 horas. Esta no es tanto una variación como una innovación respecto al acuerdo temporal íntegro que constituye la circadianidad del animal. En cierto sentido, como señala una interpretación afortunada de este experimento, el hogar de los animales no era la Tierra. “Eran alienígenas cuyo planeta natal estaba en algún lugar entre las estrellas, rotando cada 20 horas”<sup>129</sup>.

---

<sup>128</sup> “A mutation has been found that dramatically shortens the period of the circadian locomotor rhythm of golden hamsters. The pattern of inheritance of this mutation suggests that it occurred at a single, autosomal locus (tau). Wild-type animals have rhythms with free-running periods averaging about 24 hours; animals heterozygous for the mutation have periods of about 22 hours, whereas homozygous animals have rhythms with periods close to 20 hours. Animals that carry the mutant alleles exhibit abnormal entrainment to 24-hour light: dark cycles or are unable to entrain.” Ralph & Menaker 1988:1225

<sup>129</sup> “In some meaningful sense, the animals’ home was not Earth. They were aliens whose home planet was somewhere out among the stars, rotating every 20 hours.” Gamble 2016:1

### 3.2.2 Paisaje simbiótico y paisaje fenológico

Las funciones recíprocas en las comunidades biológicas sean holobiontes o metaholobiontes, se despliegan y estructuran con un ritmo de ejecución. Este ritmo no ha de reducirse a la estructura dinámica de las relaciones funcionales. La importancia del cronograma sobre el que se despliegan las relaciones biológicas recíprocas se aplica a todos los niveles de organización biológicamente significativos. Pensemos en la información contenida en los genes (una secuencia de nucleótidos) y los procesos regulatorios genético y epigenético de su expresión. Una sucesión de eventos regulatorios que sin alterar la secuencia del ADN modifican los productos de su expresión. La expresión de un genoma (comunidad de genes) no se reduce al contenido de su información, sino que implica un esquema temporal en el que se despliegan coordinada y cooperativamente dinanismos regulatorios acordes con contextos de distinto orden. Lo mismo podemos decir de las estructuras sinecológicas (comunidades de organismos holobiontes), no se reducen a los nichos tróficos y a la distribución espacial de los organismos según el principio de Gauss (*cf.* Bartomeus *et al.* 2021). No se trata simplemente de una ley de equidistancia en función de la cual todos los organismos estructuran sus ecosistemas ocupando un sitio en una cadena de montaje. No se trata tampoco de la modificación de los entornos como una *compartimentalización* ecológica cada vez más específica mediante la segregación de los nichos. Se trata fundamentalmente de la producción de nuevos ritmos de interacción y no simplemente de la división de los territorios existentes. Sin el esquema temporal la presupuesta heterogeneidad ambiental, sobre la que se justifica el hecho de la coexistencia de las especies, sería paradójicamente una simple homogeneidad desprovista de tiempo (*vid.* 3.1.1). La vida no podría evolucionar sobre la base del mismo principio que se lo permite (exclusión competitiva sin heterogeneidad rítmica).

Un *paisaje* es la representación tridimensional de una perspectiva que abarca parte de un territorio o ámbito determinado. Definiré aquí el *paisaje sinecológico* como una representación multidimensional de cierta perspectiva que puede tenerse del metaholobionte sinecológico. Para la Representación Sinecológica de la Teoría Evolutiva (RSTE) y de acuerdo con los *niveles estructurales* del metaholobionte sinecológico este territorio podría definirse desde dos perspectivas: 1) la perspectiva del holobionte y 2) la perspectiva del metaholobionte. Adicionalmente, acorde con las *cualidades estructurales*

del metaholobionte sinecológico fundamentales este territorio podría definirse de dos modos: *a)* un modo simbiótico, y *b)* un modo fenológico.

El *paisaje sinecológico* del holobionte o del metaholobionte estará definido por el conjunto de relaciones entre procesos biológicos que estructuran el ***anidamiento simbiótico***. La disposición de estas relaciones de interdependencia funcional (cooperación) dan cuenta de las relaciones de interdependencia espacial (coordinación). El paisaje sinecológico está constantemente siendo modificado por actividades de construcción sinecológica que modifican los acuerdos de cooperación y coordinación.

El *paisaje fenológico* del holobionte o del metaholobionte estará definido por el conjunto de relaciones entre procesos biológicos que estructuran el ***andamiaje temporal*** en el que discurren los procesos del anidamiento de procesos simbióticos. La duración y la sucesión de estas relaciones de interdependencia temporal (sincronización) retroalimentan sobre la estructura del nido simbiótico. Como se ha indicado antes, la fenología es el estudio de las relaciones de sincronización entre procesos biológicos y climatológicos. Aquí se modifica el concepto de fenología ampliándolo hasta incluir, como objeto de estudio, a cualquier caso en que se modifiquen o mantengan ritmos de interacción entre ciclos vitales, ciclos biogeoquímicos, ciclos climatológicos.

El paisaje ecológico y evolutivo compromete un desarrollo recíproco –vía construcción de nichos– entre el nido simbiótico y su andamiaje temporal. El paisaje sinecológico y el fenológico son dos aspectos que estructuran un mismo paisaje ecológico y evolutivo para el desarrollo de las comunidades biológicas. La interacción compenetrada del anidamiento simbiótico y su andamiaje temporal producen una estructura sinecológico-fenológica que puede representarse como un nido multidimensional. Una representación de algo mucho más complejo que una red o un cronograma. La construcción de nichos es un proceso fundamental que modifica las relaciones de cooperación, coordinación y sincronización y pone en marcha la dinámica evolutiva sobre la cual puede actuar la selección natural y sus procesos poblacionales-filogenéticos.

Considérese el caso de un holobionte humano. Citemos, por ejemplo, las relaciones recíprocas entre comunidades bacterianas del intestino (microbios) *por una parte*; y, las comunidades celulares o tejidos que constituyen el sistema nervioso del hospedador (macrobio), *por otra*. Parecen existir conexiones causales que vinculan la persistencia

dinámica de la microbiota intestinal y las funciones cerebrales subyacentes al estado de ánimo, el comportamiento de humanos y el desarrollo de patologías neuronales (Long-Smith *et al.* 2020; Jaggar *et al.* 2020). La microbiota puede ser crucial en la conformación de los comportamientos del huésped en muchos taxones animales, desde moscas de la fruta hasta humanos y ratones (Diaz Heijtz *et al.* 2011; Clarke *et al.* 2013; Theis *et al.* 2011; Bravo *et al.* 2011; Ezenwa *et al.* 2012).

Los nodos, los arcos y los “circuitos causales” propuestos para este sistema relacional microbiota-intestino cerebro pueden representarse como una red simbiótica (Gillies 2019). En dicha red simbiótica quedan idealmente definidas las funciones recíprocas y la distribución de los nichos de cada una de estas comunidades en el “entorno” del organismo humano. La red simbiótica del ejemplo citado es una parte mínima de la estructura del paisaje sinecológico del holobionte humano. El organismo humano está compuesto, además de bacterias y arqueas (microbioma) por una diversidad de virus (viroma), hongos, protistas y animales pluricelulares como los helmintos (eucarioma; Lukeš *et al.* 2015).

Podríamos definir, así mismo, el paisaje fenológico del mismo holobionte. Para ello utilizaríamos una representación tridimensional de la *estructura relacional fenológicamente organizada* sobre la que las relaciones simbióticas se despliegan. Manteniendo el ejemplo del holobionte humano y su paisaje sinecológico, podríamos representar su paisaje fenológico como el andamiaje rítmico sobre el que la red funcional despliega sus procesos coordinados y cooperativos. Solo en virtud de las metáforas utilizadas de *paisaje, red y andamiaje*; se ha tratado por separado esta doble estructuración de las comunidades y los procesos ecoevolutivos.

*Por una parte*, podemos representarnos una estructura funcional y espacial de las relaciones simbióticas que se ha llamado paisaje sinecológico, y *por otra parte*, podemos representarnos el andamiaje rítmico o cronológico sobre la que la estructura de las relaciones funcionales y espaciales se despliega. Podemos decir que todo evento, proceso o entidad biológica queda definido por las ***coordenadas funcionales-espaciales*** y las ***coordenadas temporales*** de sus relaciones simbióticas. Se insiste en que las dimensiones funcionales y espaciales no se encuentran disociadas de las dimensiones temporales, este es solo un modo de ilustrar la idea de que la estructura funcional y espacial son solo una cara de las comunidades biológicas; la otra cara, la temporal, ha sido usualmente relegada a un segundo plano. Lo que se ha definido, *por una parte*, como un anidamiento simbiótico

y, *por otra*, como un andamiaje temporal, no son más que dos aspectos abstractos cuya manifestación recíproca produce la estructura anidada de las comunidades biológicas, esto es, la estructura íntegra del holobionte o del metaholobionte. Podría decirse de un modo complementario que la interacción dinámica de las redes simbióticas y los andamiajes temporales construye la estructura anidada de los procesos que constituyen, a su vez, a las comunidades biológicas en alguno de sus tres niveles estructurales, a saber, comunidades microbianas, holobiontes o metaholobiontes.

Cuando definimos la estructura de las relaciones funcionales recíprocas obligamos una representación simultánea de eventos y una ruptura de procesos que solo son reales mediante la medida de su duración y el orden de su sucesión. Si podemos definir, por ejemplo, las relaciones metabólicas entre las bacterias del intestino y el sistema nervioso mediante un mapa de las rutas metabólicas implicadas, habremos eliminado con lo mismo la duración y la sucesión de cada uno de esos procesos cíclicos. Podremos establecer mediante esta abstracción relaciones causales muy puntuales, pero el precio a pagar será eliminar una cantidad de procesos intermedios y de contextos biológicos. Este entendimiento ecológico y evolutivo se promueve desde la perspectiva estándar de evolución. *Eliminando el paisaje temporal nos quedamos con un paisaje funcional de relaciones, todas ellas, simplificadas y simultáneas.* Dada la complejidad del ecosistema los elementos descritos serán un subconjunto de los elementos reales puestos en ejecución, por lo que si nos conformamos con el mapa relacional de las funciones, representado en el espacio solo estaremos atendiendo a una parcialidad que ya no manifiesta ningún rastro de aquello de lo cual ha sido desprendido; mientras que si atendemos al paisaje fenológico algo de aquellos elementos aún no descritos estará manifestando su realidad en la actualidad del dinamismo.

Un inconveniente adicional que tiene el análisis estándar es que no podremos establecer correctamente para un proceso ecológico evolutivo, la distinción entre marcos causales lineales o marcos causales recíprocos. Una vez extendidos en el espacio, los nodos y las rutas de las relaciones simbióticas se convierten en simultáneas. No disponemos de un esquema de desarrollo según el cual podríamos describir los marcos causales operativos. De allí que, según se ha expuesto antes, la narrativa sinecológica ofrezca una *mayor amplitud y profundidad explicativa* (vid. 3.1.3).

Este es un punto central para la teoría de construcción de nichos. La propuesta de marcos causales recíprocos entre holobiontes y entorno microbiano promueve un marco conceptual realmente alternativo al adaptacionismo (Aaby & Ramsey 2020). Desprovistos de un fundamento rítmico y temporal que estructure las relaciones de interdependencia simbiótica en las comunidades, ¿cómo podríamos discernir entre mecanismos causales simétricos y asimétricos? Si un rasgo de un organismo en relación con un factor del entorno es modificado por una actividad que ejecuta el organismo y, a su vez, este factor del entorno modifica las presiones de selección sobre ese u otro rasgo cualquiera de ese u otro organismo cualquiera: ¿Cómo podríamos distinguir si la causalidad del ambiente selectivo es recíproca respecto de la actividad orgánica? Si se despliegan de modo simultáneo, como lo hacen en los ejemplos de construcción de nichos sinecológicos, no sabremos defender la postura construccional ante la postura del fenotipo extendido. Las visiones adaptacionistas de la construcción orgánica del medio, han estado mejor fundamentadas, pues se basan en una perspectiva completamente desprovista de la temporalidad ecológica y por ello asumen todas las relaciones organismo-entorno como simultáneas y una vez allí, imprimen sobre ellas su marco explicativo causal. En un marco conceptual con estas prerrogativas *morfo-* espaciales evidentemente la duración de los procesos en desarrollo cede a la estructura de los procesos ya ejecutados cuya forma relacional es una estela de su paso por el tiempo.

La *duración fenológica* de las relaciones simbióticas se constituye mediante los procesos en desarrollo, el espacio causal se refiere a estos procesos ya ejecutados mediante un esquema de interacciones. La duración fenológica es la función en desarrollo continuo; el espacio la forma determinada de esos procesos en un momento dado.

Lo que postula la versión estándar del construccionismo de nichos, al no ponderar la fenología como un aspecto fundamental, más que una causación cíclica es un marco causal estándar en el que se despliegan las relaciones sinecológicas desprovistas de su esquema temporal. Extraer de estas descripciones relaciones causalmente recíprocas es insatisfactorio, pues desplegadas sin un esquema temporal o rítmico las relaciones simbióticas no pueden distinguirse, y en tal estado nada es causal, salvo aquello sobre lo que se imponga una explicación prefigurada en el acto mismo de aislar los elementos interactivos. La explicación más satisfactoria es la del fenotipo extendido. Si tiene una relevancia evolutiva, cualquier rasgo modificado en el ambiente es directa o indirectamente

la expresión adaptativa de un gen que ha sido seleccionado. La importancia evolutiva de dicha expresión depende de que la unidad genética pueda heredarse por los descendientes del organismo constructor.

De este modo se propone que la adopción de un *marco teórico de causación cíclica* requiere de dos compromisos que no han sido dados por la teoría estándar de la construcción de nichos:

1) Asumir las *consecuencias sinecológicas de las actividades de construcción de nichos*, lo cual implica aceptar la *herencia ambiental* de contenidos materiales, energéticos, culturales.

2) Asumir las *consecuencias fenológicas de las actividades de construcción de nichos*, lo cual implica aceptar la herencia ecológica como la *inducción* que ciertos procesos cíclicos comunican al andamiaje temporal de la comunidad biológica.

En ambos casos la herencia ecológica juega un papel sumamente importante y el éxito de cualquier postura sobre la construcción de nichos dependerá de lo afinado que esté su instrumental conceptual para enfrentarse al problema de la herencia ambiental en cualquiera de sus posibles determinaciones.

### 3.2.3 Características del paisaje temporal y fenológico

Se ha citado antes a los organismos pioneros que modifican entornos aproximadamente abióticos y producen sobre estos, nichos que amplían las dimensiones ecológicas del espacio (*vid.* 2.2). Se ha citado como ejemplo una isla cuya roca volcánica ha sido colonizada por líquenes. Por medio de estos organismos en la roca se construyen nuevos entornos disponibles para potenciales organismos colonizadores en una sucesión ecológica<sup>130</sup>. Al cabo de cierto tiempo la isla podrá incrementar su biodiversidad debido a la producción recíproca de nuevos nichos biológicamente contruidos y ejercidos, esta estructuración en la sucesión involucra la comunidad de organismos y no está exclusivamente determinada por un genoma específico. Lo mismo podría decirse de los nichos temporales introduciendo ciertas particularidades. Los nichos ecológicos anidan en una **matriz material aproximadamente inorgánica**<sup>131</sup> (la roca volcánica), un paisaje espacial más o menos abiótico. Al igual que los nichos ecológicos, y con la misma advertencia, los nichos temporales anidan en una **matriz temporal aproximadamente inorgánica** que sostiene la producción de nichos temporales. Esta matriz es el paisaje temporal más o menos abiótico, que en analogía a la roca, no está constituida aún por elemento biótico alguno. En estas condiciones iniciales la estructura del paisaje temporal es un andamiaje constituido por tres elementos periódicos fundamentales: 1) los **ciclos diarios** que producen la alternancia entre los días y las noches; 2) los **ciclos estacionales** que producen la alternancia entre las estaciones; y 3) los **ciclos de marea** que producen periodos asociados a las fases de la luna. En estas condiciones iniciales los ritmos de la Tierra están determinados de acuerdo con las leyes físicas del movimiento por la traslación de nuestro planeta y su satélite, la luna, alrededor del Sol. El paisaje temporal prebiótico puede imaginarse constituido por las consecuencias terrestres de estos tres periodos astronómicos.

Cuando este **andamiaje temporal mínimo terrestre** se consolidó, hubo ámbito para una climatología dinámica más o menos estable alrededor de estos periodos. Una vez la Tierra poseía una climatología dinámica alrededor de cierta configuración estable favorable

---

<sup>130</sup> Se piensa aquí en términos sincrónicos y sinecológicos, refiriendo a una sucesión de especies que ocupan los nichos; un razonamiento semejante, salvo que planteado en términos evolutivos convencionales describiría los procesos de especiación adaptativa, por medio de los cuales las especies se producen como linajes de adaptaciones sucesivas que divergen en el espacio ecológico a lo largo de tiempos geológicos.

<sup>131</sup> La roca, en este sentido es inorgánica, porque sostiene ninguna actividad biológica.

para la emergencia de la vida, las primeras células pudieron evolucionar, persistir y coexistir. Es de suponer un periodo formativo abiótico en nuestro planeta en el cual, el clima dependía exclusivamente de este andamiaje temporal mínimo.

Los procesos cíclicos y rítmicos abióticos de las masas terrestres (litosfera, atmosfera, hidrosfera) estuvieron directamente orquestados por esta estructura temporal y climática basada en días, noches, estaciones y mareas. El clima no es una entidad estable, sino un proceso más o menos estabilizado alrededor de complejos procesos termodinámicos, desarrollados en distintos ritmos. El clima ha ido modificándose a lo largo de la historia geológica, pero una vez la vida pobló el planeta, el clima ha dejado de ser responsabilidad exclusiva de los periodos de rotación y traslación de nuestro planeta y su satélite alrededor del sol. *Hubo un momento de la evolución planetaria en el cual el clima dejaba de ser un proceso estrictamente abiótico y comenzaba a ser un aspecto que también comprometía a la evolución de la vida en la Tierra.* La bioclimatología y la biometeorología estudian este tipo de relaciones. Lo importante aquí es referirnos a la actividad de los organismos como ***bioconstructores del clima***<sup>132</sup> ***y del tiempo meteorológico.*** Una vez la vida pobló la Tierra modificó su estructura química de modo profundo y generalizado mediante la producción de un nuevo tipo de ciclos: ***los ciclos de los elementos nutrientes.*** Estos elementos están disponibles como elementos constitutivos de la atmosfera, la hidrosfera y la litosfera. Solo después de la actividad biológica en estas masas terrestres los elementos se transforman en nutrientes, pasan de estar *disponibles* a estar *biodisponibles*, es decir, sufren un proceso de incorporación, metabolismo, organificación y desechos. La situación es tan singular que podemos tomar por pertinente la expresión paradójica de que *La Tierra es un planeta terraformado* y la acción biológica que la modifica no se restringe a rasgos fisicoquímicos del paisaje adaptativo, sino que además, modifica su paisaje temporal.

Los ciclos de los nutrientes promovidos por la actividad biológica indujeron las primeras modificaciones climatológicas a escala local y global. De modo que la actividad biológica construyó sobre el andamiaje temporal de los días, las noches, las estaciones, y los ciclos de marea, una nueva categoría de procesos cíclicos que modificaron el paisaje temporal de la Tierra primitiva: los procesos que dinamizan los compuestos/elementos abióticos, los nutrientes y los desechos biodisponibles.

---

<sup>132</sup> El clima aquí se entiende como la termodinámica que compromete a la atmosfera, la hidrosfera, la litosfera y la biosfera.

De modo similar a la acción de los líquenes en la roca, que tras la biometeorización producen un nuevo sustrato disponible para la incursión de nuevos organismos; las cianobacterias, por ejemplo, modificaron con su acción metabólica el ciclo de elementos como el nitrógeno y el oxígeno con lo que directa o indirectamente indujeron modificaciones recíprocas en la dinámica de la atmósfera, litosfera e hidrosfera. Este aspecto adquiere mayor relevancia si consideramos las implicaciones globales que tiene la variación de la composición de las masas elementales de la Tierra (atmósfera, hidrosfera y litosfera). Las variaciones en el contenido de sales minerales disueltas en el mar, por ejemplo, producen variaciones en el volumen de las masas glaciales y de acuerdo con su magnitud y disposición, estas pueden incidir incluso en los periodos de rotación terrestre.

*En este estadio tenemos además de una climatología prebiótica derivada de los movimientos astronómicos, una bioclimatología derivada de la modificación orgánica de los ciclos de nutrientes.* Tanto el clima como la distribución espacial y cronológica de los procesos que transforman elementos y nutrientes mediante ciclos más o menos estables de recambio son fundamentales en evolución.

La modificación biológica del entorno no solo puede medirse en términos físicoquímicos (evidentemente la bioproducción de nutrientes y detritos modifica el ecosistema a grandes escalas), sino también en términos temporales. Pocos estudios pueden encontrarse que exploren esta perspectiva. No obstante, está claro que la modificación de los ciclos de los nutrientes es un caso de construcción de nichos que facilita la producción y la coexistencia de los organismos y que estos, al modificar el tiempo de la biodisponibilidad de los nutrientes son conducidos a nuevas posibilidades sinecológicas. De modo que el paisaje temporal sobre el que discurren los procesos evolutivos está necesariamente constreñido, a la vez que potencializado por: *a)* ciclos astronómicos, *b)* ciclos climatológicos, *c)* ciclos de nutrientes, y *d)* ciclos biológicos. Los cuales son en la mayoría de los casos susceptibles de ser modificados mediante las actividades constructorales sinecológicas.

### 3.3 Construcción sinecológica de los nichos fenológicos

En el siguiente apartado describiré las cuatro categorías de construcción de nichos fenológicos citando casos biológicos en los cuales estos pueden constatararse. Utilizaré aquí todas las herramientas propuestas con anterioridad. Posicionado sobre nuestro Programa de Investigación Sinecológico-Evolutivo, haré uso de los marcos conceptuales y de los imperativos sinecológicos citados que fundamentan nuestra visión de la teoría evolutiva (*vid.* 1.2) sobre la base de: *a)* la Representación Ecológico-Evolutiva de la Individualidad Sinecológica, y *b)* la Representación Construccional del Nicho Sinecológico (*vid.* 1.3.1). Empleando la narrativa sinecológica propuesta (*vid.* 3.1.3) me referiré a la modificación biológica de los entornos temporales en los distintos niveles de organización del metaholobionte sinecológico (*vid.* 1.3.4) subrayando que las actividades de construcción de nichos fenológicos (ACNF) presuponen las tres condiciones que definen la construcción de nichos sinecológicos (*vid.* 2.3.1):

1.- Son actividades desarrolladas por comunidades de construcción cuyo impacto es amplio en la totalidad de la holobiocenosis o metaholobionte sinecológico.

2.- Son actividades causalmente recíprocas entre los distintos niveles de organización sinecológica, comunidades de organismos y los paisajes simbióticos y fenológicos.

3.- Suponen una modificación del paisaje simbiótico y del paisaje fenológico cuyas consecuencias evolutivas dependen de la participación de procesos ambientales de herencia.

En cada categoría construccional de los nichos fenológicos definiré los siguientes aspectos:

- a) *¿Qué relación se modifica durante el desarrollo de la ACNF?*
- b) *¿Cómo se modifica dicha relación cuando se ejecuta la ACNF?*
- c) *¿Qué sistemas holobióticos construyen nichos fenológicos?*
- d) *¿Cuáles son las consecuencias de la ACNF?*

Para ello, en *primer lugar (a)* describiré el tipo de relación que se modifica en el paisaje fenológico a consecuencia de la actividad construccional. En *segundo lugar (b)* señalaré el modo por el cual las comunidades de construcción modifican el paisaje fenológico, citando casos generales de construcciones fenológicas de nichos. En *tercer*

*lugar (c)* revisaré ejemplos sinecológicos de comunidades de construcción que modifican sus nichos temporales. *Finalmente (d)* analizaré los productos evolutivos de las actividades de construcción.

### 3.3.1 Categorías de las Actividades de Construcción de Nichos Fenológicos

Los holobiontes coexisten, cohabitan, se desarrollan y persisten conjuntamente en un escenario ya organizado de relaciones recíprocas, simbióticas y rítmicas. Ecosistemas con altos niveles de diversidad local son difíciles de explicar en función de la competencia puesto que, según esta interpretación evolutiva, las especies dominantes aumentarían irremediablemente en abundancia hasta excluir por completo a competidores inferiores. No obstante, los ecosistemas más biodiversos del planeta demuestran que la coexistencia y no la exclusión competitiva por sí sola, posibilita tasas de alta diversidad. *Es necesario entonces postular la existencia de procesos que retrasen, prevengan o contrarresten la exclusión competitiva.* Algunos de estos procesos regulan las tasas de crecimiento de una población según su densidad. Una población con alta densidad experimenta cambios inhibitorios de su crecimiento, así como una disminución de la supervivencia. Algunos de estos cambios son, en efecto, producto de la competencia *conespecífica*<sup>133</sup>, pero la gran mayoría están regulados por múltiples relaciones *inter-*específicas. Mediante el ejercicio de sus roles tróficos, los herbívoros, por ejemplo, evitan el predominio de una especie vegetal, mientras permiten al resto de las especies recuperarse de su baja densidad (Chesson 2000; Wright 2002; Terborgh 2012; Bartomeus *et al.* 2021). Un caso ejemplar de esto lo constituyen las selvas tropicales. La enorme biodiversidad vegetal de las selvas tropicales parecería haberse consolidado por interacciones biológicas entre animales herbívoros y plantas. Además de la competencia conespecífica por los recursos, existen mecanismos que comprenden complejas relaciones con la fauna herbívora (Forrister *et al.* 2019). Aquí se sugiere que estas relaciones pueden entenderse desde la perspectiva de la construcción de nichos sinecológicos y fenológicos.

Así, la simbiosis constituye la ejecución de un sistema de procesos fundamentales no solo para retrasar, prevenir o contrarrestar la exclusión competitiva, sino ante todo, para mantener dinámicamente la unidad de los ecosistemas. Los organismos construyen nichos en organismos vivientes, modifican relaciones simbióticas alterando dinámicas funcionales recíprocas.

---

<sup>133</sup> Competencia ecológica por los recursos entre individuos de la misma especie.

Desde la perspectiva adaptacionista estas relaciones son planteadas como relaciones antagónicas (Marquis 1984; Coley & Barone 1996), pero desatienden al hecho de que estas relaciones contribuyen no tanto a la “guerra de armamentos” (Van Valen 1977; Dawkins & Krebs 1979) entre plantas y herbívoros u hospedadores y parásitos, sino a la coexistencia dinámica de una alta diversidad local de organismos que construyen y mantienen activamente sus relaciones simbióticas. Las relaciones con herbívoros pueden tener efectos positivos para las plantas (Maschinski & Whitham 1989; Crawley 1997). Se sabe que las relaciones de competencia y exclusión tienen un sentido evolutivo fundamental, pero están descritas desde una perspectiva coadaptativa. Esta perspectiva apunta hacia las relaciones simplificadas entre dos especies y se fundamenta en el marco conceptual de la genética de poblaciones. No obstante, a medida que abordamos las implicaciones sinecológicas, nos adentramos en un panorama constituido por relaciones *multi-* específicas de cooperación, coordinación y sincronización, debido a las cuales es posible entender la coexistencia de una biodiversidad exuberante pese a las limitaciones ambientales.

Las interacciones entre un herbívoro y una planta pueden catalogarse como negativas si abstraemos de la comunidad biológica, por ejemplo, el sistema *planta (x) - herbívoro (x')*. Así evaluada la relación no es simbiótica, sino coadaptativa pues desde esta perspectiva la existencia ecológica de la planta no compromete la existencia ecológica del herbívoro más que en algunas relaciones puntuales de tipo *factor (y) - carácter (y')*. El crecimiento de la planta puede estar *inhibido* por los eventos relacionados con herbívoros a los que deba hacer frente emprendiendo una serie de cambios, que a su vez, traen consecuencias sobre el organismo herbívoro. No obstante, si evaluamos la comunidad biológica, esta relación expresada en términos negativos deja de ser fundamental, pues la herbivoría *posibilita* la coexistencia de múltiples especies de plantas (*cf.* Valencia *et al.* 2004) sin que una predomine sobre las otras hasta llevarlas a la exclusión completa. La relación negativa de interacción planta-herbívoro, puede entenderse mejor como un proceso desplegado sinecológicamente para permitir la coexistencia de una alta diversidad de plantas, microorganismos y animales. Las interacciones mediadas por plantas, por ejemplo, son una fuerza importante en la ecología de los insectos. Los insectos que se alimentan de hojas pueden afectar a los insectos que se alimentan de las raíces (Karssemeijer *et al.* 2020). Los holobiontes separados espacialmente, pueden interactuar a través de respuestas sistémicas de la planta de modo que las comunidades aéreas de

organismos y microorganismos están vinculadas con las comunidades subterráneas (Stam *et al.* 2014 ).

En esta *narrativa sinecológica* (vid. 3.1.3), la relación significativa entre la planta y el herbívoro no es antagónica, sino cooperativa por las mismas razones que no es meramente *co-* adaptativa, sino *sin-* ecológica. En consecuencia, esta relación se describe mejor como parte de un dinamismo que posibilita la coexistencia a escala de comunidades biológicas y no como un mecanismo que impulsa la exclusión competitiva. El dinamismo ecológico y evolutivo de interacciones amplias puede entenderse mucho mejor como un producto de la construcción de nichos sinecológicos. En términos sinecológicos los procesos fundamentales para la producción de diversidad son las actividades de construcción de nichos que modifican relaciones particulares entre organismos y entornos con consecuencias amplias en el ecosistema, permitiendo que las variaciones estocásticas puntuales o las decisiones proactivas de los organismos se distribuyan sobre la totalidad del anidamiento simbiótico y el andamiaje temporal en el que se ejecutan. La distribución de estas consecuencias evolutivas no es pasiva, la modificación funcional o temporal de las relaciones simbióticas del anidamiento sinecológico, refieren a múltiples niveles de la estructura actual del **nido simbiótico**. Estos efectos serán más o menos significativos si llegan a estabilizarse como modificaciones funcionales o ritmos en distintos niveles. Los cuales han de *comunicarse* a los coexistentes y descendientes sinecológicos del holobionte constructor mediante herencias ecológicas.

Dentro de las **Actividades de Construcción de Nichos Sinecológicos** (ACNS) es posible distinguir una categoría de eventos biológicos que modifican la estructura del paisaje temporal del metaholobionte sinecológico: las **Actividades de Construcción de Nichos Fenológicos** (ACNF). Dado que los organismos siempre pertenecen a una comunidad simbiótica sin solución de continuidad con el entorno, están constreñidos, a la vez que potencializados, en su evolución y desarrollo ontogenético-ecológico, por el conjunto de relaciones simbióticas que les permitan persistir. El ritmo de estas relaciones puede ser biológicamente modificado induciendo una serie de *ajustes finos* en el andamiaje temporal sobre el que se despliegan los compromisos simbióticos del sistema. Los nichos fenológicos son ritmos de ejecución funcional sinecológica definidos fundamentalmente por relaciones temporales. La **Construcción de Nichos Fenológicos** (CNF) se produce

como consecuencia de la modificación orgánica de los cronogramas de ejecución de los procesos simbióticos recíprocos, cooperativos y coordinados.

Distingo cuatro modos por los cuales los organismos de una comunidad biológica modifican los cronogramas simbióticos en el paisaje fenológico. De modo que los nichos fenológicos se construyen si:

**0.-** Dada su *relación habitual con el entorno*, los organismos promueven o contrarrestan cambios en la estructura de sus relaciones fenológicas mediante: *la modificación de sus propios cronogramas metabólicos o etológicos*. Los holobiontes (animales o vegetales) *modificando su ritmo* metabólico o etológico son capaces de acoplarse y desacoplarse de las inducciones periódicas sinecológicas provenientes de factores ambientales modificando así sus nichos temporales *en relación con hábitos o contextos*.

**1.-** Dada su *interacción simbiótica con socios ecoevolutivos*, los organismos promueven o contrarrestan cambios en la estructura de sus relaciones fenológicas mediante: *a) la modificación de cronogramas simbióticos de socios evolutivos, b) la construcción o aprovechamiento de estructuras biológicas, o c) el establecimiento de nuevos hábitats*.

Los holobiontes, *modificando su ritmo* metabólico o etológico, son capaces de acoplarse y desacoplarse de las inducciones periódicas sinecológicas provenientes de organismos coexistentes. Los holobiontes modifican sus nichos temporales *en relación con acuerdos simbióticos*. Del mismo modo, al cambiar de hábitat los organismos fundan nuevos acuerdos simbióticos y cronogramas fenológicos; mientras que al construir o usar nuevas estructuras habitables modifican su entorno temporal simbiótico.

**2.-** Dada la *interacción entre ciclos vitales e historias de vida* –patrones específicos de edad o patrones de generación biológica– los organismos promueven o contrarrestan cambios en la estructura de sus relaciones fenológicas mediante: *la modificación de cronogramas ontogenéticos de socios evolutivos*.

Los holobiontes mediante cambios etológicos, metabólicos, fisiológicos o embriológicos son capaces de alterar la secuencia, duración e interacción de estadios de desarrollo propios o de organismos coexistentes modificando con ello sus nichos temporales *en relación con los ciclos vitales e historias de vida de los holobiontes coexistentes*.

3.- Dada la *interacción entre ciclos vitales e historias de vida recíprocas* los holobiontes promueven o contrarrestan cambios en la estructura de su paisaje simbiótico/fenológico mediante: *la modificación de los patrones de persistencia, reproducción y desarrollo de un holobionte.*

Los simbioses mediante la ejecución de cambios etológicos, metabólicos, fisiológicos o embriológicos son capaces de inducir cambios profundos en las historias de vida de su consorcio evolutivo construyendo en este, nuevos patrones de persistencia, generación, desarrollo y reproducción. Así, *la construcción de nichos fenológicos coincide con la construcción de nuevos ciclos biológicos y nuevas historias de vida; los simbioses construyen sobre un ciclo de vida modificando el orden, sucesión, duración y número de estadios.*

A estos cuatro modos de actividad biológica por los cuales los organismos diseñan su paisaje temporal alterando con ello la evolución y la ecología en el metaholobionte sinecológico, los denominaré Construcción de Nichos Fenológicos (CNF) de tipo *0, 1, 2 y 3*. Antes de detallar en qué consisten estas construcciones fenológicas del sistema sinecológico es necesario insistir en la *re-* significación que se ha hecho de los términos: *a) fenología, b) ontogenia, y c) simbiosis*. A partir de estos conceptos definiré la casuística de las Actividades de Construcción de Nichos Fenológicos (ACNF).

*Por un lado*, como se ha venido insistiendo, la *fenología* tiene un sentido estricto y tradicional como ciencia ecológica y un sentido amplio que aquí uso de acuerdo con la representación sinecológica de la evolución. Las interacciones entre diferentes taxones durante eventos fenológicos pueden tener consecuencias para todo el ecosistema<sup>134</sup> y es debido a esto que se hace necesaria una nueva interpretación del concepto de fenología. La interpretación sinecológica de fenología difiere esencialmente de la interpretación convencional en que la primera incluye la sinecología anidada de ciclos biológicos, estructuralmente interactivos, como *determinantes fenológicos del sistema*. Es decir, que además de buscar relaciones sincrónicas entre eventos biológicos periódicos dependientes de los ciclos ambientales, la fenología busca ciclos vitales que actúen como determinantes de los ritmos de interacción biológica. Así, un holobionte expresará una fenología de acuerdo con eventos periódicos ambientales, pero además, lo hará en

---

<sup>134</sup> “Phenological events play a key role modulating ecosystem services; however, the complex and interlinked nature of ecosystems indicates that interactions among different taxa during phenological events can have consequences for the entire ecosystem.” de la Torre Cerro & Holloway 2021:227

dependencia recíproca de arreglos de interacción simbiótica con otros holobiontes de su comunidad o con los procesos ecológicos promovidos por la actividad de los microorganismos del entorno. *La fenología (sensu sinecológico) estudia los ritmos de interacción biológica entre ciclos vitales en la holobiocenosis (vid. 1.3.2).*

*Por otro lado, como también se ha venido insistiendo, el concepto de desarrollo ontogenético tiene un sentido estricto que incluiría todos los estadios de desarrollo embrionario de un organismo, desde que este es un huevo fertilizado hasta que consigue su forma madura. Sin embargo, ciclos vitales complejos que incluyen multiplicidad de formas metamórficas y de condiciones específicas sumamente ajustadas de desarrollo, imponen una dificultad para este concepto tradicional. Los procesos ontogenéticos son permanentes y se encuentran anidados en comunidades biológicas como los holobiontes. Por este motivo, la ontogenia requiere de una segunda interpretación que incluya a los procesos y relaciones simbióticas que se establecen durante toda la vida del organismo, por lo que se incluyen procesos embrionarios y postembrionarios en su multiplicidad de formas (etología, simbiología, fenología). De modo que al ampliar la definición incluimos en el concepto de desarrollo ontogenético los hitos en una historia de vida determinada (patrones específicos de edad, de generación biológica), así como los estadios fenológicos o fenofases. Por lo tanto, la multiplicidad de procesos que componen el desarrollo ontogenético de un holobionte o una comunidad de microorganismos, además de un objeto de estudio de la embriología es un objeto de estudio de la *fenología sinecológica*. Es necesario, así mismo, confirmar la amplitud sinecológica que se ha dado antes a la fenología. De modo que *la biología del desarrollo ontogenético (sensu sinecológico) incluye a la fenología de los ciclos biológicos anidados y las consecuencias recíprocas de su interacción construccional.**

*Finalmente, el concepto de simbiosis –se ha insistido también en ello–, abarca todo tipo de relaciones evolutivas dependientes y causalmente recíprocas de interacción biológica que faciliten y promuevan la coexistencia de los organismos en su comunidad. No será demasiado aún, si se repite aquí que desde la representación sinecológica lo relevante de una interacción biológica no recae sobre los términos: *positivo, negativo, beneficio, detrimento o neutralidad*. Lo sinecológicamente relevante es que los ciclos biológicos están espacial y temporalmente conviviendo “unos funcional y temporalmente al lado de otros” debido a que se han establecido acuerdos funcionales de interacción*

desarrollados mediante acoplamientos biológicos contruidos y seleccionados que permiten la estabilidad de la interacción. *Por ello la simbiosis (sensu sinecológico) incluye tantos casos como puedan definirse entre las relaciones de mutualismo cooperativista y los casos extremos de parasitismo manipulador.*

### 3.3.1.1 CNF-0: Modificación de cronogramas etológicos propios (hábitos o interacciones con contextos)

Se trata del modo basal de construcción de nichos fenológicos. Lo defino como **CNF-0** debido a que los organismos por el hecho de existir están naturalmente ya inmersos en un metaholobionte sinecológico. En estas circunstancias, la evolución y ecología de los organismos no son independientes, ni pueden sustraerse en modo alguno, de la evolución y ecología de su entorno, o de la evolución y ecología de sus coexistentes sinecológicos. Los holobiontes están anidados en un sistema de relaciones simbióticas que se desarrollan en patrones temporales *co-* determinados por periodos de variación en el entorno: los ciclos diarios, estacionales, y los ciclos de marea; así como por periodos de variación biológica como ciclos biológicos y ciclos de nutrientes. El modo fundamental de la existencia evolutiva y ecológica de los organismos es su “habitar” en un nicho que, como ya se ha dicho, es el producto de una construcción sinecológica. La modificación de cronogramas en los hábitos de los organismos ante las inducciones fenológicas del entorno (un entorno conformado también por ciclos biológicos), es pues, su modo fundamental de construir y ejecutar sus nichos fenológicos.

La **CNF-0** dirige la observación hacia el holobionte constructor y su perspectiva del paisaje temporal ante las imposiciones de los ciclos sinecológicos. Así, las actividades de CNF-0 surgen fundamentalmente de la modificación de hábitos. Dada su relación con los ritmos del entorno y los ritmos de los organismos coexistentes, los holobiontes promueven o contrarrestan cambios en la estructura temporal de su comunidad metaholobionte. Modificando su ritmo metabólico o etológico los holobiontes son capaces de “acoplarse” y “desacoplarse” de las inducciones periódicas sinecológicas provenientes de factores ambientales, transformando así sus nichos temporales en relación con contextos.

En hábitats urbanizados, por ejemplo, animales usualmente diurnos y con patrones de movilización amplia adquieren hábitos nocturnos (Gaynor *et al.* 2018) o se desplazan menores distancias (Tucker *et al.* 2018). Las consecuencias de la nocturnidad inducida y el impedimento de los grandes desplazamientos alteran aspectos estructurales de la comunidad biológica de especies en contacto con zonas urbanas. Aspectos como la estructura trófica del hábitat, programas etológicos, o aspectos sociales son alterados por la urbanización de los entornos. La construcción humana de nichos temporales modifica significativamente las variaciones del paisaje temporal de los animales. En una marcada

relación con la contaminación luminosa o acústica, las actividades humanas inducen un contexto temporal anómalo en relación con el fotoperiodo, ante el cual los organismos reaccionan activamente.

Otro tipo de actividades CNF-0 se relacionan con la interpretación de contextos sociales. Sirva como ejemplo el caso de las hormigas granívoras (*Pagonomyrmex barbatus*). Cada día calculan el tamaño del pelotón de forrajeras, patrulleras u obreras que saldrá a ejecutar su respectivo trabajo. El tamaño del contingente, en cada caso, varía según factores como la cantidad de los recientes descubrimientos alimenticios, para lo cual, en el caso de ser abundante, *se* designa un mayor número de forrajeras. El tamaño del contingente de obreras que se designe depende de la magnitud del daño del termitero ante una invasión o eventos meteorológicos, para lo cual, en el caso de ser amplio, *se* designa un mayor número de obreras. Estas no son decisiones que se tomen de modo centralizado, sino que se distribuyen en la totalidad de la colonia como el resultado de inducciones mediadas por el “olor”. Los individuos del mismo hormiguero evalúan los hidrocarburos cuticulares de sus semejantes (Greene & Gordon 2003). Habiendo salido de madrugada, las patrulleras regresan por la mañana antes de que las forrajeras salgan, estas últimas reciben el “informe” y al contactar las antenas de unas y otras, las hormigas forrajeras abandonan el hormiguero en búsqueda del alimento. El número de acompañantes se define en función del número y la frecuencia de encuentros que cada forrajera tenga con hormigas patrulleras; para salir una forrajera deberá haber contactado con varias patrulleras en intervalos de no más de 10 segundos. En cuanto las últimas patrulleras regresan, las hormigas que aún aguardan al pie del termitero reducen su probabilidad de contacto y dejarán de sumarse al contingente. Complementariamente, las forrajeras regresarán con comida en un periodo proporcional a la cantidad de alimento recolectado. Tardarán más, cuanto menos alimento hayan hallado disponible pudiendo ser esta una señal que determinará la actividad de las patrulleras durante la siguiente madrugada. Eventos estocásticos que limiten la cantidad de recursos inducirán igualmente una variación en la fenología del comportamiento alimenticio en las hormigas, así como de comportamientos asociados con el mantenimiento del hormiguero. “La tasa de los encuentros actúan como señal de la densidad local que regula aspectos del comportamiento social de los insectos<sup>135</sup>.

---

<sup>135</sup> “Encounter rates may be a simple outcome of local density: a worker experiences more encounters, the more other workers there are around it. This means that encounter rate can be used as a cue for overall density even though no individual can assess global density. Encounter rate as a cue for local density regulates many

La tasa de encuentro no es constante durante la persistencia de las colonias. A medida que estas crecen y envejecen la tasa fluctúa e induce cambios en la asignación de las tareas. El hormiguero actúa como un holobionte cuya fenología se modifica a lo largo de su maduración. Otros aspectos como el tamaño y la conectividad del nido influyen en la tasa de encuentro al afectar la densidad local y los patrones de movimiento de los individuos. No obstante, se trata de parámetros causalmente recíprocos y la tasa de encuentro no es una función simple de la densidad (Gordon 2020), sino que depende de la misma manera, de la estructura fenológica del metaholobionte sinecológico.

Son ejemplo de CNF-0:

1) La modificación de hábitos circadianos en animales como despertar o dormir más o menos tarde. Cambios de dieta cuando se encuentran, persiguen y enseñan nuevos alimentos o la exploración y enseñanza de senderos no habituales. La enseñanza, aprendizaje y habituación de herramientas que facilitan la tarea de acceso a recursos y defensa.

2) La modificación en los ritmos de señalización acústica, luminosa o química cuando se modifican los patrones en el canto de las ranas o los pájaros, así como la alteración en la estridulación de los insectos. Cambios en los patrones de señalización luminosa (en animales bioluminiscentes), o la modificación de los patrones de comunicación *semio*-química mediante el uso de feromonas o alomonas.

3) La modificación de hábitos diarios y circanuales en las rutas y los cronogramas de viaje en especies que planifican las rutas de recolección de alimentos o las rutas migratorias cuando estas se encuentran determinadas por cambios en el hábitat de los organismos.

4) Las plantas pueden modificar sus rutas de crecimiento, perder órganos, modificar sus dimensiones, o moverlos; alterando con ello la incidencia de los factores ambientales como luz, temperatura o humedad. Así mismo, las plantas modifican de modo directo su fenología diaria o estacional, abriendo y cerrando sus flores en nuevos cronogramas, así como adelantando o atrasando su floración, fructificación o germinación.

Como podemos ver la CNF-0 comprende un conjunto amplio de actividades animales y vegetales cuyo factor común es el siguiente:

---

aspects of social insect behavior, including collective search, task allocation, nest choice, and traffic flow.”  
Gordon 2020:1

*Los organismos modifican indirectamente las relaciones fenológicas con su entorno, mediante cambios en su metabolismo y ritmos de comportamiento, así como mediante cambios en sus hábitos e interacciones con contextos ambientales o biológicos en escalas de tiempo sinecológicas (infradianas, circadianas, circanuales o ciclos de marea).*

### 3.3.1.2 CNF-1: Modificación de cronogramas simbióticos (interacciones simbióticas)

Otro modo por el cual los organismos construyen nichos temporales consiste en modificar las relaciones fenológicas que establecen con sus simbioses o socios coevolutivos. La construcción de nichos fenológicos de tipo uno (CNF-1) es concomitante a las actividades de CNF-0 y las presupone. *Si el habitar de un organismo es su modo fundamental de existencia en términos evolutivos y ecológicos; el cohabitar es su modo fundamental de coexistencia en términos sinecológicos.*

Los holobiontes en tanto que cohabitan están constantemente manteniendo, modificando, reparando o reconstruyendo sus relaciones sinecológicas (principios homeostático y generativo; *vid.* 3.1.4). Un holobionte constructor de nichos fenológicos inducirá en sus organismos simbioses cambios metabólicos, fisiológicos, etológicos, sociales o culturales en aras de una sincronización de acuerdo con las exigencias del organismo constructor. El cambio de fenologías entre diferentes taxones tiene impactos directos o indirectos en las interacciones bióticas (Wolf *et al.* 2017; de la Torre Cerro & Holloway 2021). Tal influencia es evolutivamente relevante y forma parte del proceso que diseña activamente la estructura simbiótica y el paisaje temporal del sistema.

La *CNF-1* dirige la observación hacia las relaciones sinecológicas cuyos cronogramas de interacción se encuentran anidados en el paisaje fenológico. Las actividades de CNF-1 surgen fundamentalmente de la modificación activa de cronogramas de interacción simbiótica. Dada su relación simbiótica, los organismos promueven o contrarrestan cambios en la estructura de sus relaciones fenológicas. Los holobiontes modifican sus ritmos metabólicos, fisiológicos o etológicos, y en consecuencia, son capaces de acoplarse y desacoplarse de las inducciones periódicas sinecológicas provenientes de organismos coexistentes. En las actividades CNF-0, *por una parte*, los organismos modifican sus hábitos en relación con las inducciones fenológicas provenientes del entorno sinecológico. *Por otra parte*, en CNF-0 la modificación de sus relaciones fenológicas es indirecta.

Complementariamente, en las actividades CNF-1 los organismos modifican las relaciones simbióticas de modo directo ya sea:

- (a) *CNF-1.1*. Actuando directamente sobre los socios evolutivos.

(b) *CNF-1.2.* Alterando el entorno sinecológico mediante la producción de estructuras biológicas como madrigueras, nidos o lugares de almacenamiento, así como mediante la producción de agallas en las plantas por parte de insectos, o aprovechando estructuras naturales de socios simbióticos o potencialmente simbióticos.

(c) *CNF-1.3.* Estableciendo nuevos hábitats, y en consecuencia, fundando nuevos acuerdos simbióticos y reestableciendo cronogramas fenológicos.

Lo característico de la CNF-1 es que *los organismos actúan directamente sobre las relaciones fenológicas con su entorno modificando los cronogramas simbióticos de socios evolutivos, estableciendo nuevos hábitats o construyendo estructuras que modifican el nicho fenológico en escalas de tiempo sinecológicas (infradianas, circadianas, ciclos de marea, circanuales).*

A continuación se detallará cada una de estas subcategorías de actividades CNF-1.

### 3.3.1.2.1 CNF-1.1: Accionando directamente sobre los socios evolutivos

Como primer subtipo de CNF-1 consideremos el caso de un comportamiento desplegado socialmente que involucra además otras vías de ejecución como aprendizajes y cambios metabólicos. Consideremos el caso de un organismo nectarívoro o polinívoro (aquel que se alimenta fundamentalmente de polen) que debido a un desfase fenológico, se adelanta estacionalmente a su contraparte coevolutiva (la planta en floración). Aquel podría inducir en esta última, acelerando la floración y construyendo una nueva relación fenológica. Sirva de ejemplo el caso de abejorros (*Bombus terrestris*) que utilizan el polen de ciertas plantas (de los géneros *Brassica* y *Solanum*) como único alimento para sus larvas. Los abejorros han organizado su metabolismo, historia de vida, desarrollo social y cultural en torno a la disponibilidad estacional de recursos florales (Ogilvie *et al.* 2017; Schenk *et al.* 2018; Requier *et al.* 2020). Al principio de la primavera las colonias de abejorros se encuentran en un periodo crítico de desarrollo temprano. Debido a un desfase fenológico originado antrópicamente, los abejorros se adelantan estacionalmente en primavera sobre la floración de las plantas que polinizan (la polinización es aquí un efecto secundario de su alimentación).

Al encontrar a las flores aún inmaduras, los abejorros obreros infligen daño a las hojas de las plantas induciendo en estas la floración, con un adelanto de hasta 30 días (Pashalidou *et al.* 2020). El nuevo cronograma de floración inducido en las plantas por parte de los abejorros es citado aquí como un ejemplo de construcción de nicho temporal. En este ejemplo, no se modifica el nicho trófico de los abejorros, ni los requerimientos de la planta para ser polinizada por estos. Tampoco existe una novedad en la relación simbiótica coevolutiva puesto que la misma especie de planta es visitada por la misma especie de abejorro. De modo que se trata del mismo nicho trófico y de la misma asociación simbiótica; solo que, esta vez, el nicho construido es una modificación en el cronograma de la planta en demanda del cronograma ontogenético y etológico de los abejorros (*vid.* 3.2.1).

Este ejemplo de construcción de nicho ofrece aún otro aspecto importante para la construcción de nichos fenológicos: *la causalidad recíproca* (*vid.* 1.3.4). La construcción de este nicho temporal no es producida de un momento a otro, sino que se produce en función de la disponibilidad de polen. La cantidad de flores abiertas induce el comportamiento de morder hojas en los abejorros. A lo largo de la primavera el

comportamiento de los abejorros se ve regulado por la cantidad de flores que se encuentran abiertas y en las cuales el polen se encuentra disponible. Los abejorros influyen en la disponibilidad local de los recursos florares (Pashalidou *et al.* 2020), pero estos igualmente, influyen en la intensidad del comportamiento de los abejorros. Se trata de un proceso autorregulado fenológicamente, puesto que además la coincidencia fenológica de ambos organismos involucra a otros múltiples factores. La coordinación funcional y fenológica implica a la totalidad de la estructura sinecológica constituida alrededor de plantas e insectos a múltiples niveles. Podríamos, utilizando la narrativa sinecológica, distinguir al menos cuatro niveles de coordinación (*vid.* Tabla B):

1. *Nivel de interacción inter- específica.*- Los abejorros en relación con las plantas en cuestión.
2. *Nivel de interacción intra- poblacional.*- Los abejorros en relación con el resto de los individuos de la colonia.
3. *Nivel holobiótico.*- Los abejorros en cuanto a hospedadores de un microbioma.
4. *Nivel metaholobiótico o sinecológico.*- Los abejorros en relación con su holobiocenosis.

Normalmente las descripciones adaptacionistas se mantienen en el primer nivel o cuanto más, describen algún conjunto de relaciones que forman parte del segundo nivel. Desde la perspectiva de construcción de nichos fenológicos, son fundamentales los niveles 2, 3 y 4.

Además de las relaciones *inter- específicas*, coadaptativas y fenológicas, entre abejorros y plantas, existen relaciones *intra- poblacionales*. El nicho temporal que los abejorros construyen altera el cronograma fenológico de las plantas en función del desarrollo ontogenético de las reinas de los abejorros. A comienzos de la primavera las reinas emergen de la diapausa y pueden establecer sus colonias (Mallinger *et al.* 2016). En este ritmo participan además otros elementos. Los procesos ontogenéticos de las larvas y de los obreros han de estar coordinados y sincronizados fenológicamente. Los aspectos sociales y culturales son fundamentales para la maduración de las colonias de estos himenópteros. No está claro aún cuales son los mecanismos por los cuales las heridas que los abejorros provocan en las plantas desencadenan una floración adelantada. Sin embargo, las heridas siguen un patrón específico difícil de replicar mediante experimentación (Pashalidou *et al.* 2020).

Presumiblemente, este comportamiento puede estar modulado por aprendizajes y otro tipo de coordinaciones sociales. Aún así, procesos que facilitan esta interacción conciernen a otros dos niveles de coordinación: holobiótico y metaholobiótico (niveles 3 y 4). Ambos, el abejorro y la planta son holobiontes. Las plantas son holobiontes complejos (Berg 2016; Vandenkoornhuyse *et al.* 2015; Sánchez-Cañizares *et al.* 2017). Las plantas mantienen asociaciones microbianas específicas que fluctúan a lo largo del desarrollo de la planta, así como entre los distintos órganos florales (Moroenyane *et al.* 2021). Existe en plantas una herencia ecológica de microbiota, las plantas progenitoras aseguran la colonización de simbiontes específicos en las nuevas generaciones (Vannier *et al.* 2018).

Existe una interfaz microbiana que las raíces establecen con la tierra (rizosfera) y una interfaz microbiana que los órganos aéreos de la planta establecen con el aire (filosfera). Las comunidades microbianas son altamente específicas, funcional y fenológicamente sensibles; por ello se han descrito otros microambientes en cada una de estas interfaces. Flores, semillas y frutos (antosfera, espermosfera y carposfera, respectivamente) poseen nichos microbianos claramente diferenciables (Berg *et al.* 2014). Se puede distinguir, además, entre comunidades microbianas simbióticas que viven en las superficies de la planta y otras que viven en tejidos internos (ectosfera y endosfera, respectivamente; Ryan *et al.* 2008).

La diversidad de microambientes es producto de actividades sinecológicas de construcción de nichos. Desde la perspectiva metaholobionte cada comunidad construye sus nichos según acuerdos funcionales, recíprocos y fenológicos. La rizosfera es un nicho ecológico fundamental en el ciclo de los nutrientes. El secuestro de carbono producido en el suelo es significativamente impulsado por relaciones microbianas establecidas con el sistema radical de las plantas (Kumar *et al.* 2006). La rizosfera es un sistema abundante no solo en términos de diversidad microbiana, sino fundamentalmente, en términos de diversidad funcional (Berg *et al.* 2005; Herron *et al.* 2013) y diversidad fenológica.

Las comunidades bacterianas participan en el crecimiento, fisiología, ecología y fenología de las plantas. La distribución de las bacterias es definida a lo largo del cormo (cuerpo vegetal), así como a lo largo de la sucesión de estadios del ciclo biológico vegetal. De hecho, no hay función vegetal que no esté involucrada en interacciones simbióticas con comunidades microbianas específicas para una parte morfológica y un momento ontogenético de las plantas. Más aún, el microbioma floral posee un complejo desarrollo

de nichos. Solo en el néctar encontramos diversidad de comunidades de microorganismos (*cf.* Lamb *et al.* 2020). Los néctares florales en distintas especies contienen diferentes microbiomas y estos de igual manera varían entre flores individuales. Cada flor es una comunidad biológica que, además de la variación fenotípica en la composición de su néctar, es visitada por una variedad de insectos y afectada de modo específico por factores ambientales. La microbiota floral forma parte de lo que en términos generales se conoce como microbioma reproductivo (MR). El MR comprende a toda la comunidad de microorganismos asociados a procesos y órganos implicados en la reproducción de los holobiontes. En el MR de la planta existe una marcada sucesión de comunidades a lo largo de sus estadios, así como de sus tejidos. Lo mismo sucede con la microbiota reproductiva de holobiontes animales. La MR vaginal de los mamíferos, por ejemplo, varía a lo largo del tracto reproductivo en distintos tejidos de primates (Chen *et al.* 2017; Younes *et al.* 2018), cambiando con la edad y estadio en la historia de vida de la hembra (inmadurez, menstruación, embarazo, etc., Stumpf *et al.* 2013; Schoenmakers *et al.* 2019). Al igual que en las plantas, el microbioma reproductivo vaginal de roedores presenta variabilidad *intra-* e *inter-* individual aunque las causas de esta variación no son del todo claras (Vrbanac *et al.* 2018; Rowe *et al.* 2020).

Un solo holobionte está lleno de ecosistemas (*cf.* Yong 2017) que se suceden en medio de una estructura sinecológica altamente dinámica, en dependencia de las actualizaciones fenológicas de los holobiontes, y en relación con su holobiocenosis. La construcción de nichos sinecológicos se despliega a diferentes escalas y con desiguales contextos de duración (escalas temporales) a lo largo de el desarrollo de la planta. A medida que las plantas crecen, aparecen en una secuencia determinada por ciertos factores sinecológicos, una sucesión de comunidades bacterianas específicas. La comunidad microbiana de una planta es el resultado de una sucesión temporal (Sánchez-Cañizares *et al.* 2017), en la que distintas comunidades bacterianas de diferentes órganos de la planta se acompañan con estadios de desarrollo específicos y diferentes estadios en la maduración de sus órganos. Incluso expresarlo por escrito implica un reto que evoca la definición de la biología como la ciencia de las diferencias dinámicas *auto-* sostenidas. La microbiota de la raíz del retoño es diferente a la de la raíz del vegetal adulto, y las comunidades microbianas del néctar son diferentes a las comunidades microbianas de los órganos florales, o de los frutos, o de sus semillas. Las microbiotas coexistentes de una planta en un estadio de desarrollo particular y en una disposición fenológica específica, otorgan funciones sinecológicas complejas.

Algunas de estas funciones facilitan la diferenciación de los rasgos florales que intervienen en la atracción de los polinizadores. De modo recíproco, modifican la preferencia de los polinizadores (Lamb *et al.* 2020), la frecuencia de su visita y como en el caso de los abejorros, la disposición a su comportamiento masticatorio.

El ritmo en el que los abejorros mastican las hojas de la planta se relaciona con los ciclos del sistema Sol-Tierra y los ciclos del sistema suelo-aire-bacterias. La actividad de los abejorros comprende a toda la comunidad de animales polinizadores, herbívoros, epífitos, etc., que modifican la composición del néctar y el comportamiento de los polinizadores (Pozo *et al.* 2011; Vannette *et al.* 2012).

La microbiota de los abejorros, por su parte, cumple con otras múltiples funciones. Tiene efectos sobre la nutrición y aumenta la resistencia a las infecciones de parásitos. Se ha demostrado que infecciones específicas en el caso de los insectos están en muchos casos mediadas por microbiota (Dillon & Dillon 2004; Koch & Schmid-Hempel 2012). La microbiota intestinal de los abejorros *Bombus terrestris* tiene una función protectora contra el parásito intestinal típico en abejorros y abejas *Crithidia bombi* (Näpflin & Schmid-Hempel 2016). Las funciones mediadas por microbiota en estos insectos antófilos, aquellos que frecuentan las flores como fuente de recursos, conllevan procesos mutualistas específicos de cada momento de su desarrollo embrionario y postembrionario. Estos procesos implican regulaciones fenológicas y simbióticas finamente ajustadas (evolutivamente ajustadas) entre los ciclos vitales de los organismos interactivos.

Así por ejemplo, los abejorros seleccionan entre un conjunto de comunidades microbianas coexistentes en el nido y las heredan ambientalmente. Sucede que las larvas mudan de intestino durante la metamorfosis (Hakim *et al.* 2010) y el adulto emerge libre de la microbiota del estado larval y propia del pupario (Koch & Schmid-Hempel 2011). Desprovistos de simbiontes microbianos, los adultos adquieren durante sus primeras horas de vida adulta una nueva microbiota ambiental y en el contexto del entorno social de la colonia ejecutan comportamientos como la coprofagia o la interacción con materiales del nido contaminados con heces (Powell *et al.* 2014; Näpflin & Schmid-Hempel 2016). Los acuerdos simbióticos están muy lejos de establecerse al modo de predisposiciones genéticas simples que se ejecutan únicamente desde la perspectiva adaptativa del hospedador, sino que implican construcción de nichos sinicológicos (*cf.* Oliver *et al.* 2005) y como aquí definiendo, no pueden producirse sin la construcción de nichos fenológicos. El

abejorro anfitrión provee a la comunidad de bacterias el medio ambiente necesario para que estas prosperen; mientras que entre las múltiples comunidades bacterianas, el anfitrión selecciona las beneficiosas de aquellas que son, o podrían ser, perjudiciales (Näpflin & Schmid-Hempel 2016). La asociación con microbios permite a los insectos acceder a nuevas variaciones genómicas que pueden facilitar el acceso a nuevas zonas de adaptación más rápidamente (Janson *et al.* 2008). Entornos diferentes implican actividades diferenciales de construcción de nicho. De modo que en diferentes colonias de abejorros existen conjuntos heterogéneos de elecciones posibles.

Como puede apreciarse los procesos por medio de los cuales los organismos construyen sus relaciones fenológicas en relación con socios adaptativos son sumamente complejos e implican un sistema anidado de relaciones simbióticas, casi en su totalidad mediadas por relaciones sincológicas cuya interacción microbiana es determinante.

### 3.3.1.2.2 CNF-1.2: Construyendo estructuras o aprovechando estructuras naturales

Como segundo subtipo de CNF-1 consideremos el conjunto de casos en los que un holobionte altera el entorno sinecológico produciendo estructuras o aprovechando estructuras ya existentes mediante las cuales induce modificaciones en los cronogramas simbióticos de sus socios evolutivos. La construcción de estructuras de almacenamiento, refugio, anidamiento, estivación, hibernación, latencia, etc., producen modos de coexistir que inducen cambios fenológicos. La construcción de estas estructuras no se limita a los casos de habitáculos erigidos utilizando materiales naturales como barro, paja, madera, cera, seda, saliva, excremento, etc., sino que además comprende casos de construcción en los que estas estructuras se producen como resultado de la manipulación de órganos biológicos (*p. ej.* agallas en plantas o tumores en animales) en las que los organismos depositan sus huevos. Habiéndose citado para estos últimos casos la mediación directa de los simbioses microbianos (Hammer *et al.* 2021). Las estructuras construidas pueden estar, asimismo, conformadas por tejidos biológicos modificados, pudiendo los organismos construir sus nichos fenológicos al aprovechar estructuras biológicas ya existentes como el pelaje de animales o la corteza de los árboles.

La construcción y uso de estructuras tiene consecuencias en el modo de coexistir. Se consideran CNF del tipo 1 y no del tipo 0, pues las observaciones se dirigen a las relaciones fenológicas de interacción simbiótica y la manera en que los holobiontes son capaces de acoplarse y desacoplarse de las inducciones periódicas sinecológicas provenientes de organismos coexistentes, modificando así sus nichos temporales en relación con los acuerdos simbióticos actuales.

Si la estructura permite el *acceso a* o el *resguardo de* la luminosidad (luz ambiental diurna o nocturna) o la temperatura (temperatura estacional); entonces los organismos se encuentran en un nicho temporal distinto al de su entorno, y en consecuencia, las relaciones de su paisaje fenológico se ven modificadas. Si *por otra parte*, la estructura construida almacena una fuente de nutrientes cuyo momento de uso no corresponde al momento de disponibilidad ambiental de tal recurso, y si complementariamente, el refugio brinda a los holobiontes constructores de protección ante depredadores estacionales que por no poder acceder a su fuente de nutrientes tienen impuesta una barrera a su alimento estacional; entonces los organismos constructores se encuentran en un nicho temporal distinto al de su entorno, y en consecuencia, las relaciones de su paisaje fenológico se ven modificadas.

Si por otra parte los organismos (que no forman parte de la microbiota presupuesta) utilizan el hábitat viviente de un hospedador han de establecer necesariamente relaciones simbióticas y fenológicas a fin de prosperar en su nuevo hábitat.

Los organismos habitan y coexisten tanto como simbioses internos (microbiota) como simbioses externos (epibiota). Los casos conocidos como “epibiosis” son bastante frecuentes. Organismos sésiles habitan en la superficie del cuerpo de un holobionte como es el caso, por ejemplo, de musgos, líquenes, helechos, orquídeas y bromelias que habitan sobre el tronco de los árboles. O el caso de los cirrípedos, las rémoras o las algas que habitan sobre la superficie corporal de las ballenas grises (*Eschrichtius robustus*).

La epibiosis es una estrategia simbiótica bastante difundida entre holobiontes y en algunos casos constituye la historia de vida en grupos amplios de organismos. Las diatomeas (algas unicelulares fotosintetizadoras), por ejemplo, son epibiontes de una amplia variedad de plantas y animales (Tiffany 2011). Las diatomeas habitan en briofitos (Knapp & Lowe 2009), helechos acuáticos (Abo El-lil 2003), manglares (Siqueiros-Beltrones *et al.* 2005), pastos y algas marinas (Harlin 1980; Totti *et al.* 2009), moluscos (Pantazidou *et al.* 2006), crustáceos (Gárate-Lizárraga & Muñetón-Gómez 2009), aves (Holmes & Croll 1984); ballenas, marsopas y delfines (Kawamura 1992; Morejohn 1980), etc. Estas algas fotosintetizadoras construyen nichos en los organismos que habitan y se distribuyen diferencialmente en la superficie de sus hospedadores específicos (Kawamura 1992). Existen comunidades de diatomeas que habitan alrededor de los ojos de las ballenas sei (*Balaenoptera borealis*), pero que habitando en las ballenas de aleta (*Balaenoptera physalus*) se distribuyen a lo largo de su espalda. Las algas epibiontes habitan también en larvas de insectos (Wujek 2013), en anfibios (Tumlison & Trauth 2006), tortugas y lagartos (Gradstein & Equihua 1995; Garbary *et al.* 2007), en osos polares (Lewin & Robinson 1979; Lewin *et al.* 1981) y en osos perezosos (Thompson 1972; Aiello 1985). En todos los casos las algas han construido su nicho sinecológico en la superficie de sus hospedadores y han contribuido con acuerdos simbióticos recíprocos a la estructura fenológica del holobionte.

Los osos perezosos de tres dedos (*Bradypus spp.*), por ejemplo, llevan en su pelaje algas verdes filamentosas y cianobacterias (Suutari *et al.* 2010) que junto con las diatomeas tiñen de verde el pelaje de estos holobiontes ofreciéndoles una coloración que les sirve de camuflaje. Cuando la estación húmeda verdea la vegetación, el pelaje del perezoso es

verde. Mientras que en la estación seca las algas se secan y adquieren la tonalidad marrón del entorno (Thompson 1972; Aiello 1985). Los osos perezosos llevan todo un ecosistema en su pelaje, en él habitan además de algas, hongos detritívoros y artrópodos (Pauli *et al.* 2014). Entre los insectos destacan escarabajos y polillas simbiontes. Cuando el perezoso desciende del dosel del bosque para defecar, las polillas pirálidas (*Cryptoses spp.*) ponen sus huevos en los excrementos frescos del mamífero folívoro (aquel organismo cuya dieta consiste exclusivamente en hojas). Cuando las larvas de la polilla nacen, estas se alimentan de la materia fecal del perezoso y allí se desarrollan hasta convertirse en adultos (Waage & Montgomery 1976). Las polillas adquieren las bacterias de su microbiota a partir de las heces en las cuales han madurado y vuelven al pelaje del animal en donde habitan y se alimentan de las algas fotosintetizadoras cumpliendo así con su ciclo vital. En este caso los ciclos vitales de las polillas y los ritmos *circa*- semanales de la digestión de los osos perezosos están acompasados para producir el mutualismo descrito. Los osos perezosos de tres dedos bajan del dosel solo para defecar y lo hacen en periodos de aproximadamente una vez por semana. Una vez en el suelo crean una depresión y depositan su estiércol, cubren el excremento con hojarasca y ascienden nuevamente al dosel (Montgomery & Sunkist 1978). Estos hábitos implican un alto coste energético y conllevan exponerse a riesgos predatorios. Sin embargo, el hábito en cuestión reporta también algunos beneficios simbióticos como el permitirle al perezoso fertilizar sus árboles preferidos, establecer vínculos sociales y un aporte nutricional (Pauli *et al.* 2014). Las polillas vinculan la biocenosis, dentro de la piel de los perezosos, con el ciclo de nutrientes del ecosistema en el que los desechos orgánicos se descomponen<sup>136</sup>. Las polillas a cambio se benefician del transporte y la producción de algas en el pelaje del mamífero. Lo cierto es que en el sistema metaholobionte *algas-perezoso-polillas*, existen acuerdos funcionales mutualistas que están ejecutados de modo rítmico. Uno de los aspectos fundamentales de esta asociación y fenología es que las algas habitan en el pelaje del perezoso debido a que los pelos individuales poseen grietas transversales que permiten la saturación hídrica. El agua de lluvia inunda el pelaje del perezoso de tres dedos y este es habitado por las algas que crecen hidropónicamente (Aiello 1985).

---

<sup>136</sup> “Moths in the fur of sloths, in turn, act as a portal for nutrients, linking the ecosystem within sloth fur to the surrounding environment. Within the sloth’s ecosystem, fungi are common, and we postulate that moths are being mineralized by this abundant community of decomposers. Alternatively, moths could be directly transporting organic waste from the dung pile to the fur.” Pauli *et al.* 2014:5

Como podemos ver, la elección del hábitat de un organismo en el pelaje de otro desata consecuencias sincológicas que son, a su vez, determinantes causales en el establecimiento de nuevos acuerdos simbióticos y fenológicos. Por tal motivo considero esta elección y construcción de hábitat un ejemplo de las consecuencias evolutivas que tiene la construcción de nichos fenológicos del subtipo 1.2. Al modificar y aprovechar las estructuras naturales del pelaje de los perezosos las algas posibilitan un acuerdo fenológico con el ciclo vital de las polillas que compromete a los hábitos digestivos de su hospedador común.

Tan sorprendente como el anterior ejemplo es el caso de los gorgojos del bosque de musgo de Papúa (*Gymnopholus spp.*). En el dorso de 11 especies de estos gorgojos cuyo tamaño es de apenas entre 18 y 30 milímetros (Gressitt & Sedlacek 1967), se han encontrado algas y hongos que crecen en depresiones del lomo. Los pelos especializados de la parte dorsal mantienen una secreción producida por el gorgojo. La secreción está asociada con el crecimiento de estas especies vegetales. En otras seis especies de gorgojos se han encontrado líquenes y en una especie hepáticas (Gressitt *et al.* 1965). A su vez, los hongos y líquenes están habitados por ácaros oribátidos que se propagan, entre las plantas del ecosistema de montaña, de escarabajo en escarabajo. Por su parte, las plantas aportan con nematodos, rotíferos, psicópteros y diatomeas (Gressitt *et al.* 1965), sin mencionar la microbiota asociada compuesta por virus, bacterias y arqueas. Como vemos, un holobionte así de pequeño, constituido ya por una microbiota es él mismo un ecosistema amplio en el que se han construido nichos sincológicos y fenológicos a partir de las estructuras de los pelos y la cavidad dorsal del escarabajo.

La visión tradicional de la construcción de nichos resulta escasa para dar cuenta de este tipo de asociaciones y el ejemplo paradigmático de la construcción de represas por parte de castores resulta trivial. La Representación Construccional del Nicho Sincológico (RCNS) a diferencia de la perspectiva tradicional constructorista, establece que las actividades de construcción son siempre sincológicas y que desatan cambios en la estructura temporal de los acuerdos simbióticos (*vid.* 2.3).

### 3.3.1.2.3 CNF-1.3: Estableciendo nuevos hábitats

Una tercera subcategoría de las actividades de CNF-1 consiste en modificaciones de la estructura fenológica como resultado del cambio de hábitat (estacional o permanente) de un holobionte en alguno de sus estadios de desarrollo. Mediante cambios su distribución espacial, los holobiontes pueden desempeñar nuevos cronogramas de interacción promoviendo así, cambios fenológicos en sus acuerdos simbióticos.

La capacidad de desplazamiento de los animales posibilita a estos utilizar estrategias construccionales de nichos que generalmente consisten en reubicarse o alterar el entorno. Para ello los organismos pueden ser transportados por socios simbióticos o moverse durante alguno de los estadios de su ciclo biológico mediante alguna o algunas de estas tres posibilidades:

1. Se desplazan mediante distintos medios (desplazamiento activo, pasivo, zoocoria, forosis, etc.), llevando algo de su entorno durante la travesía.
2. Migran a un entorno actual en un sitio no local previendo situaciones futuras.
3. Construyen un entorno no actual en el sitio local en el que habitan sin que sean necesarias estructuras materiales.

En estos casos los holobiontes, o bien se desplazan a un ambiente distinto (no local), o bien, modifican el entorno local mediante cambios en su metabolismo, morfología o fenología. Los organismos con capacidad de desplazamiento se trasladan en búsqueda de materiales y recursos con los cuales pueden construir un refugio, adecuar las condiciones de su desplazamiento o prepararse para emprender la ruta migratoria.

Considérese el ejemplo hipotético de un insecto polinizador que migra durante el invierno a menores latitudes pudiendo allí encontrar un paisaje temporal de verano. Los organismos aquí no construyen directamente un nicho temporal, sino que lo hallan en otra ubicación geográfica. Sin embargo, desde la perspectiva sinecológica ese insecto llevará consigo una serie de compromisos de su sitio de partida que impondrá sobre la comunidad en la que ingresa, sobre todo, a las nuevas plantas que se dispone a polinizar a cambio de sus recursos florares. De modo que en un sentido sinecológico, el insecto estará construyendo, al menos en parte o de modo indirecto, algo del verano del sitio al que llega; establecerá allí acuerdos simbióticos y nuevas fenologías para luego directamente inducir

en ese nuevo sitio cambios de la estructura sinecológica como hacen los abejorros con las plantas de *Brassica* y *Solanum* (vid. CNF-1.1).

Las plantas son evidentemente distintas, al no poder desplazarse no construyen nichos adaptativos mediante estructuras o comportamientos típicamente animales. Son holobiontes fundamentales dentro de la estructura de su comunidad biológica que construyen nichos sinecológicos y nichos temporales ya sea: *a)* alterando su morfología, o *b)* alterando su fenología (Bazzaz 1991; Donohue 2003; 2005).

Siguiendo con un ejemplo hipotético, considérese el caso (a) de una planta que modifica la morfología de su tallo y hojas (Smith *et al.* 1990) y construye así un paisaje más “matutino” o más “primaveral”, según su acceso hacia la luz o a condiciones de humedad y temperatura. Complementariamente, considérese el caso (b) de una planta que mediante la estrategia de producir un ritmo más matutino o primaveral pueden modificar la morfología y actividad de sus órganos florales. *Por una parte*, las plantas pueden modificar la morfología de sus tallos o de sus hojas y acceder al recurso de la luz de manera más eficiente. *Por otra parte*, esta variación morfológica se desarrolla en relación con cronogramas de actividad circadiana y circanual que las plantas modifican ya sea en respuesta a las inducciones ambientales (CNF-0), o como respuesta a la inducción de otros organismos (CNF-1.1)

Sin embargo, aquí interesa el caso en el que las plantas establecen nuevos hábitats para su descendencia y construyen con ello sus nichos fenológicos al determinar el entorno estacional al que serán expuestos sus vástagos en sus distintas etapas de vida (Donohue 2005). A este aspecto atañe la dispersión de las semillas, mediada por socios evolutivos (zoocoria).

Existen fenofases (fases o estadios fenológicos) claves en el rendimiento fenológico de los descendientes genealógicos y ecológicos de una planta en relación con el momento de la floración (Galloway 2005). La dispersión de semillas y germinación, determinan las condiciones ambientales y temporales a las que serán expuestos los vástagos y toda la comunidad biológica que de ellos depende recíprocamente. Junto con la dispersión del polen, la dispersión de las semillas es un evento que depende en muchos casos de la interacción con organismos polinizadores (zoofilia) y dispersores (zoocoria). De modo que el acuerdo simbiótico que la planta establezca en estos estadios con estos organismos es

fundamental para determinar las condiciones espaciales y temporales de la germinación de las plántulas. Si las semillas no se dispersan, las plántulas enfrentarán una mayor competencia conspecífica (Augspurger & Kitajima 1992; Donohue 1998). De modo que el entorno competitivo de los vástagos está recíprocamente inducido por los acuerdos simbióticos y los ritmos fenológicos que la planta sostenga con los organismos dispersores. La movilidad de las semillas depende de los acuerdos simbióticos, pero, como es regla general en toda construcción de nichos temporales sinecológicos, estos acuerdos dependen, a su vez, de los cronogramas de su desarrollo. Por lo tanto, las semillas han de germinar en momentos adecuados que aseguren condiciones específicas, lo cual depende enteramente de las fenofases previas de la planta (Galloway 2002; Munir 2001). La fructificación y antes, la floración, han de estar fenológicamente aseguradas para que los polinizadores y luego, los dispersores, ejecuten sus acuerdos respectivos en el momento adecuado. La variación de las fenologías entre especies coexistentes genera impactos directos e indirectos en las interacciones bióticas (Wolf *et al.* 2017). Si, por ejemplo, determinado holobionte vegetal adelanta la floración, superpondrá entonces su nicho temporal con el de otras especies, por lo que podría tener un menor número de polinizadores disponibles o una menor presión de herbívoros (Vilela *et al.* 2018).

Ciertas plantas anuales que florecen en otoño maduran en días cortos y frescos; mientras que las semillas experimentarán condiciones invernales. Por su parte, las plantas que florecen en primavera o verano maduran en días cálidos y largos; sus semillas experimentarán condiciones estivales (Donohue 2005). En *Arabidopsis thaliana* las semillas maduras en días cortos son inducidas a germinar con mayor frecuencia que las semillas maduras en días largos cuando experimentan temperaturas frías (Munir *et al.* 2001 ). Las semillas solo germinarán en lugares y momentos específicos requeridos para romper la latencia (Bewley 1997; Evans & Cabin 1995). Todo el ciclo vegetal en cuestión y los ciclos que interactúan simbióticamente con él, están inducidos fenológicamente por una comunidad de organismos. Ahora bien, las plantas pueden cambiar estas condiciones mediante modificaciones fenológicas habituales como en el caso de CNF-0 o mediante modificaciones fenológicas que alteren el cronograma de sus interacciones sinecológicas a través de la plasticidad de las fenologías del desarrollo (Donohue 2005).

A diferencia de los animales, que son susceptibles de ser transportados por socios evolutivos en cualquier estadio de desarrollo, las plantas pueden dispersarse solo en su

estadio embrionario latente (semillas). No obstante, en ambos casos, plantas y animales establecen alianzas simbióticas con organismos que los transportan a hábitats más favorables. Ya sea que estos favorezcan la germinación de las semillas (Wenny & Levey 1998), o bien, debido a la persistencia de los animales transportadores en sitios con mayor disponibilidad de recursos y mejores condiciones ambientales (Saul-Gershenz & Millar 2006).

El caso de las plantas que dependen de otros animales para el transporte de polen y semillas nos remite a los casos animales que usan a un hospedador con la finalidad de ser transportados. La relación simbiótica de *foresis o foresía* (Lesne 1896) es consistente cuando una especie (el *foronte*) utiliza a otra (el *hospedador de dispersión*), con el único propósito de ser transportado a un hábitat adecuado (Farish & Axtell 1971). La *dispersión forética* se ha observado como convergencia evolutiva en al menos 13 filos de animales, 25 clases y 60 órdenes en su mayoría artrópodos terrestres, marinos y de agua dulce (Bartlow & Agosta 2021). Las foresis animales requieren de una serie de despliegues metabólicos, fisiológicos, morfológicos, etológicos e incluso embriológicos, que permiten a los forontes detectar, localizar; sincronizarse, adherirse y desprenderse de sus hospedadores de dispersión. Aunque los procesos que han permitido la evolución y sinecología de la foresis son en gran parte desconocidos (Bartlow & Agosta 2021), existe una variedad de descripciones casuísticas que arrojan luz sobre ciertas regularidades. Igualmente, se ha discutido la idea de que la foresis sea una relación simbiótica precursora de otras formas de simbiosis incluidos casos de parasitismo (*vid.* CNF-2). Definiciones más amplias de foresis no restringen esta relación simbiótica a holobiontes animales, incluyen también procesos vegetales como la zoocoria o dispersión de semillas (Lichti *et al.* 2017). Por otra parte, el beneficio del foronte puede interpretarse como cualquier ventaja sinecológica que le permita a este dispersarse hacia y desde cualquier hábitat (Farish & Axtell 1971) o exclusivamente desde su hábitat natal (Houck & OConnor 1991). En cualquier caso, lo fenológicamente relevante de este tipo de relación consiste en la sincronización de estadios entre los ciclos biológicos. Esta sincronización dinámica *intra-* (Camerik 2010) o *inter-* específica (Gish & Inbar 2018) nos permite aquí implementar la sugerencia de expresar la foresis en términos sinecológicos como actividades de construcción de nichos fenológicos, los cuales facilitan la dispersión del foronte y su establecimiento en nuevos hábitats durante determinados periodos de tiempo.

La construcción de nichos fenológicos en los casos de foresis es obvia si pensamos analógicamente en los sistemas de transporte humano. La elección o imposición de un medio de transporte o de nuestro lugar específico en aquel, depende de la elección o imposición de una serie de contextos que empiezan a definirse a partir de *a dónde* queramos ir y *cuándo* queramos llegar. Durante un estadio ontogenético en particular, el foronte es auspiciado por un estadio correspondiente del ciclo vital del hospedador. *Estableciendo una fenología común, ambos miembros de la relación simbiótica pueden mantenerla constante mediante actividades de construcción de nichos fenológicos.*

Si bien existe un amplio espectro de comportamientos foréticos que van desde la espera pasiva hasta la búsqueda activa del hospedador, solo estos últimos casos son considerados aquí como actividades de CNF del subtipo 1.3. Defino la foresis como un evento sinecológico en el cual un foronte despliega *activamente* (Farish & Axtell 1971) cambios metabólicos, fisiológicos o etológicos a fin de detectar, localizar, sincronizarse, adherirse y desprenderse de un anfitrión durante un momento de coincidencia entre ambos ciclos vitales. Los comportamientos pasivos, por otra parte, serían mejor descritos como casos anteriores de CNF.

Considérese algunos ejemplos de transporte forético pasivo que hacen uso de la estrategia descrita como “sentarse y esperar” (Bartlow & Agosta 2021). Los huevos latentes de los camarones hada (*Chirocephalus diaphanus*) “utilizan” el intestino de las truchas jóvenes (*Salmo trutta*) como hábitats momentáneos en los que son transportados por el río corriente arriba y liberados junto a las heces de los peces. La latencia confiere a los huevos del camarón hada una alta resistencia que les permite no ser digeridos y poder eclosionar una vez expulsados del intestino del pez (Beladjal *et al.* 2007). Del mismo modo, las pulgas de agua y los rotíferos son capturados por jabalíes y transportados a nuevas áreas (Vanschoenwinkel *et al.* 2008). Estos casos podrían describirse como CNF del subtipo 1.2 muy similares a las *epibiosis* allí descritas.

No obstante, otros casos de foresis activas se desarrollan en una secuencia de eventos que implican la coordinación de mecanismos morfológicos, dinanismos etológicos y sincronizaciones fenológicas que se despliegan en el sistema foronte-hospedador en la siguiente secuencia: *a)* el foronte localiza al anfitrión de dispersión forética, *b)* el foronte se une y permanece en el anfitrión durante determinado periodo de tiempo en determinado estadio de los ciclos vitales, y *c)* el foronte se separa del anfitrión.

Esta secuencia de eventos requiere de procesos coordinados de señalización *semio*-química, visual, táctil y auditiva que en muchos casos derivan en regulaciones ontogenéticas. Ciertas especies de piojos forontes, por ejemplo, usan el CO<sub>2</sub> liberado por las moscas de la familia *Hippoboscidae* para identificar a sus hospedadores de dispersión (Harbison *et al.* 2009). Algunas avispas usan feromonas sexuales libradas por polillas (Arakaki *et al.* 1997). Mientras que los nematodos usan los hidrocarburos cuticulares volátiles emitidos por sus anfitriones (Okumura *et al.* 2013). Se citan aquí estos ejemplos de CNF-1.3 debido a que los procesos de señalización, en muchos casos, permiten a los holobiontes modificar su ciclo vital y la fenología de interacción, logrando sincronizar sus estadios de desarrollo con las etapas móviles de los hospedadores de dispersión.

Considérese el ejemplo de los nematodos (gusanos redondos) parásitos de los pinos (*Bursaphelenchus xylophilus*) que utilizan escarabajos habitantes de los mismos árboles (*Monochamus carolinensis*) como anfitriones de dispersión. Estos nematodos utilizan señales químicas emitidas por los escarabajos (alomonas) para sincronizar su desarrollo con la etapa móvil de su anfitrión (Zhao *et al.* 2013). El nematodo desarrolla la cuarta etapa larvaria de dispersión al encontrarse con su futuro anfitrión dentro de un pino infectado por ambos (Warren & Linit 1993; Necibi & Linit 1998; Ogura & Nakashima 2002). El nematodo es inducido por compuestos hidrocarbonados volátiles que se producen abundantemente en la superficie corporal del escarabajo durante los estadios tardíos de pupa y en el adulto emergente. Así, el nematodo logra ingresar en el sistema traqueal del escarabajo y ser transportado a un nuevo árbol de pino. Esta sincronización entre el ciclo de vida del gusano redondo y el ciclo vital del escarabajo asegura a los primeros estar listos para moverse hacia los segundos que actúan como sus vectores. Una vez los nematodos abordan a los escarabajos, estos últimos se preparan para dejar el árbol moribundo y buscar un nuevo árbol hospedador (Zhao *et al.* 2013).

El evento de adherencia y persistencia en el hospedador de dispersión es altamente específico y requiere que las estructuras y los estadios implicados en la relación simbiótica se encuentren adecuados y sincronizados. Por ejemplo, cierto tipo de ácaros (ácaros uripodinos) se adhieren durante la etapa de su ciclo vital conocida como *deutoninfa* en ciertos hospedadores de dispersión utilizando estructuras posteriores (caudales) especializadas: los *pedicelos anales* (Bajerlein *et al.* 2013). Otro tipo de ácaros en este mismo estado del ciclo vital se adhieren a sus hospedadores respectivos utilizando garras

o ventosas (Athias-Binche 1995; Seeman & Walter 1995). En otros casos, los ácaros forontes de varias familias se transportan en las bolsas abdominales de abejas y avispa (Houck & OConnor 1991). El nematodo parásito de los pinos, anteriormente citado, se transporta en los espiráculos de su escarabajo hospedador; en tanto que otros nematodos forontes al igual que ciertos ácaros y pseudoescorpiones, se adhieren bajo las alas duras (élitros) de los escarabajos simbios (Poinar *et al.* 1998; Bajerlein & Bloszyk 2004; Moser *et al.* 2005).

Las estructuras adoptadas por los forontes pueden ser sumamente especializadas. Tomemos el ejemplo del nematodo *Caenorhabditis drosophilae* que se adhiere a un órgano con la estructura de un saco inflable retráctil que se encuentra en la cabeza de su mosca hospedadora *Drosophila nigrospiracula* (Kiontke 1997). *Al igual que la adecuación de las estructuras, los estadios de los ciclos vitales en los que los simbios coinciden requieren de un conjunto de coordinaciones y sincronizaciones previas que son sinecológicas.*

Pensemos en el ejemplo de *Brennandania lambi*, un ácaro que tiene como hospedadores a moscas de las familias *Sciaridae* y *Phoridae* que habitan entre los hongos. El proceso por el cual el ácaro se desprende de la mosca involucra la presencia de una determinada especie de hongo (Clift & Larsson 1987). Durante la foresis el ácaro deja de alimentarse y detiene su ontogénesis. Tras la dispersión se encontrará en áreas más adecuadas para su alimentación y desarrollo. El ácaro se desprende de la mosca solo en presencia del micelio de los hongos *Agaricus bisporus* y *Agaricus bitorquis* (Clift & Toffolon 1981). Este sistema aporta evidencia a favor de la hipótesis de que los eventos foréticos consideran señales holobiocenóticas fenológicamente recíprocas, pues el aroma que desprenden los hongos se acentúa durante las horas con mayor concentración de humedad ambiental, algo que evidentemente también depende de la estación del año o del sustrato del bosque en el cual los hongos prosperan. Como puede apreciarse, la sutileza de los acuerdos funcionales es orquestada por medio de finas sincronizaciones que se amplifican en las dimensiones sinecológicas de la estructura metaholobionte.

Tomemos un nuevo ejemplo de ácaros para ilustrar la fenología de las interacciones simbióticas implicadas en los casos de CNF-1.3. Considérese el caso del ácaro *Histiostoma polypore*, este sincroniza su ciclo vital con el de su hospedador: la tijereta común (*Forficula auricularia*). Los ácaros pasan por un estadio de desarrollo particular conocido como

*hipopo*. Este estadio resulta de una adaptación típica que le permite al ácaro resistir condiciones adversas como la escases de alimento, la falta de humedad o las altas temperaturas (Vitzthum 1932; Solomon 1943; Hughes 1948). Los ácaros en su estado de *hipopo* son también forontes y cuentan con estructuras especializadas para prenderse y permanecer durante una parte importante del ciclo vital en su hospedador de dispersión. La simbiosis, no obstante, va más allá del mero transporte y tiene un importancia significativa en el ciclo de vida del ácaro pues le brinda una fuente de recursos y posibilita su propagación. Durante los estadios en los que la tijereta se desarrolla como adulto a partir de su estado larval se encuentra llena de forontes. Estos interfieren en las funciones de alimentación y locomoción, razón por la cual la tijereta muere. El ácaro interpreta químicamente las secreciones del cadáver y desata la muda desde el estado de *hipopo* hacia el estado subsiguiente de *deuteroninfa*. La deuteroninfa utiliza el cuerpo de la tijereta como fuente de alimento hasta que finalmente se convierte en un ácaro adulto (Behura 1956). La interacción de ambos ciclos vitales está controlada por señales químicas y ritmos de interacción que guardan relación con el despliegue de comportamientos circadianos. Así, las tijeretas durante sus expediciones nocturnas acumulan ácaros que se unen a su superficie cuticular por medio de ventosas ventrales de fijación lo que les permite a estos un agarre firme. Sin importar la parte del cuerpo a la que los ácaros se adhieran siempre miran a la dirección opuesta a la dirección del desplazamiento de la tijereta (Behura 1956), algo que, se supone, podría estar relacionado con la interpretación de los contextos ambientales por los cuales la tijereta transita.

Como queda claro en estos ejemplos, las interacciones fenológicas entre ciclos vitales son fundamentales en los procesos que conllevan al evento de la simbiosis forética. Casi la totalidad de estos procesos exhiben reciprocidad morfológica, funcional y temporal. Resulta difícil distinguir con claridad las actividades de construcción de nichos fenológicos que contribuyen al evento puntual de la foresis de otros procesos que también modifican la estructura fenológica del sistema simbiótico (otros tipos de CFN). Los límites entre foresis y demás casos de simbiosis pueden difuminarse (Parmentier & Michel 2013). Por las mismas razones, los límites entre actividades de CNF-1.3 y el resto de las construcciones fenológicas de nichos pueden, en algunos casos superponerse, y en otros, como en el caso del parasitismo, deben presuponerse. Varios estudios y revisiones (Osche 1956; Houck & OConnor 1991; Athias-Binche 1993; Houck 2012; Blaxter 2003; Sudhaus 2008; Crook 2014; Bartlow & Agosta 2021), sugieren que la evolución de la foresía, puede ser un

precursor del parasitismo. Como veremos más adelante cuando se traten las CNF-2, los casos de parasitismo conllevan una profunda relación entre estadios ontogenéticos que no solamente se regulan de modo recíproco (como sucede en la foresis), sino que además se construyen dando lugar a ciclos vitales modificados fenológicamente y en tanto que tales, fenológicamente novedosos<sup>137</sup>. Los compromisos de la foresis son mutualistas, aunque en ciertos casos impliquen algún grado de parasitismo o incluso conlleven un parasitismo profundo, como sucede en caso de ciertas avispa parasitoides (*vid.* 3.2.3). Resulta natural suponer que esta dinámica sea el primer paso de una serie de sincronizaciones fenológicas secuenciales que podrían derivar en complejas interacciones entre ciclos vitales, las cuales, producirían modificaciones profundas y novedosas en los ciclos vitales implicados, acelerando, retardando o añadiendo estadios de desarrollo.

A fin de ilustrar casos de CNF-1 en los cuales los holobiontes modifican la estructura fenológica como resultado de un cambio de hábitat, se han citado entre otros, una serie de casos de interacciones foréticas de los cuales se abstraen tres aspectos fenológicamente relevantes de la construcción de nichos:

1.- Se trata de cambios metabólicos, fisiológicos o etológicos que derivan en una modificación de los cronogramas simbióticos del sistema forante-hospedador, siendo el resultado de esta modificación *nuevas fenologías* de interacción simbiótica.

2.- Los hábitats o recursos utilizados por las especies foréticas suelen ser fragmentarios o efímeros como sucede con el caso de excrementos o cadáveres animales, lagos o estanques estacionales aislados, hongos, bromelias o huéspedes para parasitar en periodos acotados de tiempo (*cf.* Bartlow & Agosta 2021). Debido a esto resulta fundamental la *regulación fenológica y sinecológica* del concurso de ciclos vitales implicados.

3.- En la mayoría de los casos los forontes son pequeños y carecen de un etapa móvil lo suficientemente activa o prolongada como para que puedan dispersarse por sus propios medios a hábitats con mejores condiciones, a un hospedador efímero, o a una serie de hospedadores que se encuentran muy espaciados en el tiempo (*cf.* Bartlow & Agosta 2021).

---

<sup>137</sup> Se ha explicado antes que las modificaciones del paisaje fenológicos en muchos casos más que variaciones pueden considerarse innovaciones dado que aun cuando se mantengan los mismos elementos y arreglos simbióticos; una modificación de los cronogramas de ejecución puede alterar profundamente tales compromisos a una escala sinecológica siendo estas modificaciones potenciales causa evolutivas.

Estos tres aspectos subrayan la importancia de la coordinación temporal entre foronte y hospedador, así como entre ambos y los aspectos fenológicos en los que el sistema se encuentra inmerso. En este sentido, propongo a las situaciones ejemplares del último caso de CNF-1 como posibles precursores de las relaciones sinecológicas profundas de las actividades de CNF-2.

### 3.3.1.3 CNF-2: Modificación de cronogramas ontogenéticos (interacción entre ciclos vitales)

Todas aquellas actividades que modifiquen la estructura del sistema sinecológico a través de una instancia en el ritmo de interacción de ciclos vitales serán clasificados como construcción de nichos fenológicos del tipo 2.

*Un ciclo de vida o cronograma ontogenético puede definirse como un patrón de procesos estabilizado alrededor de una sucesión determinada de estadios de desarrollo.* Dada la estructura del metaholobionte sinecológico un ciclo vital refiere siempre, al menos en algún aspecto, a la totalidad de los ciclos biológicos simbióticamente anidados. En los casos de interacción simbiótica directa una modificación del cronograma ontogenético del holobionte (a) podrá incidir en la secuencia, duración, modo de interacción del ciclo vital del holobionte (b). Recíprocamente, el holobionte (b) en tanto que **nicho viviente construido**, emprenderá una serie de actividades que incidirán en el paisaje fenológico y adaptativo de sí mismo (b) y de (a).

Dada la interacción entre ciclos vitales de organismos simbioses, los organismos están evolutivamente adaptados y sinecológicamente posibilitados para promover o contrarrestar cambios en la estructura de sus relaciones fenológicas mediante una serie de actividades etológicas, metabólicas, fisiológicas, ecológicas y ontogenéticas. El modo de coexistir no solo implica dinamismos que previenen contra la escasez de recursos como en el caso de acuerdos simbióticos ecológicos, sino además, requiere que tales dinamismos se configuren como acuerdos simbióticos ontogenéticos. Es decir, como cronogramas de interacción que se sostengan en cada bucle generativo de los organismos en interacción.

Un acuerdo fenológico que se establece en la coexistencia, de ser recíproco, ha de perpetuarse en la siguiente generación de simbioses. El asunto problemático en la perpetuación del acuerdo es que, en la mayoría de los casos, los ciclos biológicos que contraen compromisos simbióticos y fenológicos son dispares en términos de duración. Piénsese, por ejemplo, en la cantidad de generaciones de virus o bacterias que pueden tener cabida en un ciclo de vida del huésped holobionte. Los ciclos biológicos no están conformados por etapas homogéneas y los cambios en cada etapa pueden ser dramáticos como en los ciclos vitales complejos.

Sugiero que los ciclos vitales en interacción simbiótica dejan “marcas” ontogenéticas unos en otros, las cuales pueden considerarse como uno de los posibles resultados evolutivos de CNF-2. Las “marcas” que unos ciclos dejan en otros dependerán de múltiples factores, como por ejemplo: *a)* la relación entre los periodos de los ciclos vitales en cuestión; *b)* el número, la duración y la secuencia de estadios que tienen cada uno de los ciclos; o *c)* el tipo de interacciones simbióticas que se establezcan recíprocamente entre los respectivos estadios de los ciclos biológicos implicados. Supongamos el más simple ejemplo hipotético para definir el tipo de interacción recíproca de dos ciclos vitales. Dos ciclos vitales (1) y (2) de duraciones o periodos distintos y una *marca* o *huella* ontogenética que uno de los organismos deja en el otro.

La “marca” ontogenética puede ser metabólica (como la inducción de depresiones o aceleraciones metabólicas) o etológica (como la inducción o represión de algún tipo de comportamiento). Podemos ejemplificar el primer caso con la latencia de algún organismo. Al igual que las condiciones ambientales del invierno o el verano pueden llevar a ciertos organismos a un estado de hibernación o estivación; como producto de sus interacciones simbióticas algunos organismos responden *con* o inducen *a* un estado de latencia. Así, la latencia del organismo (1) durante uno de sus estadios puede ser consecuencia de la interacción con el organismo (2). La latencia inducida por (2) en (1) durante un estadio específico será la “marca” dejada por (2) en el ciclo ontogenético de (1). En este caso, dicha “marca” será un ejemplo de CNF-2 en el que un organismo ha construido una dilación en el cronograma de desarrollo de otro.

Podemos ejemplificar el *segundo caso* con la manipulación parasitaria de algunos organismos sobre sus hospedadores. Al igual que la advertencia de algún peligro puede llevar a algunos animales a evitar de cualquier modo el evento predatorio; como producto de la interacción con su hospedador, un parásito puede modificar el comportamiento evasivo de su hospedador en independencia de depredadores. Así, el parásito puede llevar al hospedador a la muerte, facilitándose su propagación. En ausencia de depredadores, el comportamiento evasivo del organismo (1) puede ser consecuencia de la interacción con el organismo (2). El comportamiento inducido por (2) en (1) será la “marca” dejada por (2) en la etología de (1). En este caso, dicha “marca” será un ejemplo de CNF-2 en el que un organismo ha construido una etología estereotipada en otro organismo para su propio beneficio.

Llamaré a este tipo de “marcas”, *cesuras ontogenéticas* y *cesuras etológicas*, respectivamente. Una cesura (Lat. *caesura* cortadura) en terminología poética es una pausa pronunciada con naturalidad que corta un verso conforme a su estructura y su ritmo. Tal y como sucede con la estructura del verso, la estructura ontogenética y etológica expuesta en cada caso se pausa, cambia de ritmo o se “corta” a consecuencia de la interacción con otros ciclos vitales. Los casos pueden complicarse cuanto uno desee. Pueden, por ejemplo, considerarse no solo dos ciclos vitales en interacción, sino una multitud de ellos tal y como estos se encuentren anidados en el metaholobionte sinecológico. Pueden definirse tantas cesuras ontogenéticas como rasgos fenológicos sean modificados en la interacción entre los ciclos vitales considerados, etc. En cualquier caso, lo relevante aquí consiste en plantear del modo más simple posible el concepto de cesura ontogenética y cesura etológica como un ejemplo entre muchos otros de CNF-2. Así, como producto de las actividades de construcción fenológica los organismos modifican aspectos de los ciclos vitales de sus contrapartes simbióticas.

Los holobiontes a través de actividades de CNF-0 modifican recíprocamente el paisaje fenológico mediante instancias de sus hábitos. Adicionalmente, mediante actividades de CNF-1 los holobiontes modifican interacciones de *co-*habitad y coevolución. Mientras que ejecutando actividades de CNF-2 los simbioses modifican recíprocamente ciclos de desarrollo ontogenético sin la producción de nuevos estadios (algo que si sucede, como se verá más adelante, en la CNF-3). La **CNF-2** dirige la observación hacia el ciclo biológico del holobionte constructor y los ciclos vitales que se encuentran en relación simbiótica con este. La modificación de un cronograma ontogenético de interacción puede ocasionar cambios en la estructura de la comunidad biológica. Los eventos de simbiosis del desarrollo y plasticidad fenotípica pueden darnos pistas al respecto. “Más que el producto de la coevolución, el holobionte es un producto armonizado del desarrollo conjunto”<sup>138</sup>. Del mismo modo, el metaholobionte sinecológico se constituye mediante actividades comunitarias de construcción de nichos temporales al modificar biológicamente los ciclos vitales de los organismos en interacción.

---

<sup>138</sup> “More than just the product of co-evolution, the holobiont is a harmonized product of co-development. In numerous animals, symbiotic interactions are essential to development. For example, bacterial symbionts are essential for the metamorphosis of many invertebrates for the formation of ovaries by the wasp *Asobara* and for the germination of orchids.” Gilbert *et al.* 2015:612

Pensemos en el caso de una bacteria que es capaz de inducir modificaciones embriológicas en un hospedador. *Wolbachia* es una bacteria que puede modificar el ratio sexual entre machos y hembras en insectos. Para propagarse *Wolbachia* induce en sus hospedadores insectos, eventos como la incompatibilidad entre el espermatozoide y el óvulo, partenogénesis, así como la matanza de los machos y la feminización de los embriones de insectos (Werren *et al.* 2008). La relación no debe entenderse como meramente negativa, pues a pesar de que la bacteria utiliza a los insectos en beneficio de su aptitud reproductiva, se han descrito beneficios en la aptitud del insecto hospedador (Fry *et al.* 2004; Newton & Rice 2020). Dentro de una misma microbiota en un holobionte, pueden darse todo tipo de interacciones ecológicas (Cerqueda-García & Falcón 2016). Las interacciones que establece *Wolbachia* con sus hospedadores no son *necesaria* o exclusivamente las de un “manipulador reproductivo” (Werren *et al.* 2008). Se trata además de un simbiote bacteriano ubicuo de nematodos, tardígrados, insectos y otros artrópodos y tal como sugiere la evidencia reciente la bacteria en cuestión actúa como un “mutualista nutricional” para ciertos hospedadores y metabolitos<sup>139</sup>. En las hormigas cortadoras de hojas, por ejemplo, *Wolbachia* es un mutualista *intra-* y *extra-* celular cuyo nicho es el intestino anterior en donde proporciona suplementos nutricionales (Andersen *et al.* 2012; Newton & Rice 2020). De todos modos y según la interpretación construccional, *Wolbachia* es un potencial productor de cesuras ontogenéticas en sus hospedadores.

Un ejemplo similar al de *Wolbachia*, en lo que se refiere a la modificación de estadios ontogenéticos de hospedadores se da en el percebe *Heterosaccus californus* que parasita al cangrejo *Loxorhynchus grandis* (Hartnoll 1967; Glenner *et al.* 2008). Cuando el percebe infecta al cangrejo, lo feminiza, dejando el cangrejo de desarrollar las tenazas que usa en las peleas con otros machos. A cambio de ello, el abdomen del cangrejo se ensancha para ofrecer al percebe una matriz que este llenará de crías. La relación simbiótica está arraigada a tal punto que el cangrejo mantiene los huevos en su interior hasta que eclosionan y liberan miles de percebes que se dispersan para retomar el ciclo (Glenner & Hebsgaard 2006). En términos reales el percebe modifica el ciclo biológico y la etología del hospedador al hacer que el estadio maduro del cangrejo macho se desarrolle con arreglo a un estadio reproductivo feminizado que da lugar a la propagación del percebe (Alvarez *et al.* 2001).

---

<sup>139</sup> “The most common intracellular symbiont on the planet—*Wolbachia pipientis*—is infamous largely for the reproductive manipulations induced in its host. However, more recent evidence suggests that this bacterium may also serve as a nutritional mutualist in certain host backgrounds and for certain metabolites.” Newton & Rice 2020:1

Ejemplos de lo que denomino cesuras ontogenéticas y etológicas construidas por simbioses no son excepcionales, cada vez se encuentran mejor documentados y demuestran ser bastante extendidos en las comunidades biológicas.

Otro ejemplo, lo constituye el gusano crin de caballo *Paragordius varius* que durante su estadio larval habita en el intestino de una variedad de insectos. Cuando los insectos mueren sirven de alimento al grillo *Acheta domesticus* que ingiere además las larvas del gusano. Desde entonces las larvas habitan y continúan su ciclo vital dentro del grillo. Normalmente toda la ontogenia del grillo transcurre en el ámbito terrestre. Sin embargo, el estadio adulto del gusano requiere necesariamente de un ambiente acuático. Existe una interacción entre ciclos biológicos que difieren en un aspecto crucial, el cual, solo puede subsanarse mediante la CNF-2 por parte del gusano. Cuando está a punto de madurar, el gusano crin de caballo modifica el cerebro del grillo, es decir, construye un nicho en el sistema nervioso del hospedador, una *cesura etológica*. Mediante dinamismos aún no del todo claros consiguen que el grillo abandone la tierra y salte de modo suicida hacia algún cuerpo de agua cercano (Thomas *et al.* 2002; Schmidt-Rhaesa *et al.* 2005). En algunos casos puede suceder la muerte por ahogamiento del grillo coincidiendo esta con el proceso de maduración del gusano. El gusano estando en el agua puede desarrollarse plenamente hasta alcanzar alrededor de unos 30 centímetros de longitud y dar lugar a nuevas generaciones que replicarán por los mismos medios la modificación del ciclo vital de nuevas generaciones de grillos (*cf.* Eggleton & Gaston 1990; Sanchez *et al.* 2008; Anaya & Bolek 2021).

La narrativa sinecológica ofrece una interpretación fenológica a este tipo de interacciones tradicionalmente entendidas como manipulaciones reproductivas. Considérese el caso de avispas parasitoides, las cuales en una gran cantidad de especies han desarrollado ciclos biológicos recíprocos con los de sus hospedadores. Los parasitoides himenópteros son uno de los grupos más ricos en especies (Smith *et al.* 2008), potencialmente representan el 20% de los insectos del mundo (laSalle & Gauld 1991). Solo la familia de las avispas parasitoides de orugas *Microgastrinae* incluye más de 1.500 especies descritas, aunque se estima de forma conservadora que el grupo incluiría entre 5.000 y 10.000 especies (Wharton *et al.* 1997). Las comunidades de parasitoides juegan un papel fundamental en la estructura dinámica de la red alimentaria del ecosistema (Smith *et al.* 2008) y en la diversidad de la comunidad (Godfray & Godfray 1994; Wharton *et al.*

1997). Los dinamismos sinecológicos y simbióticos que implican la presencia de estos holobiontes en el ecosistema son difícil de imaginar. Lo cierto es que existen casos descritos relevantes para comprender la ajustada sinecología de estos parasitoides en relación con sus hospedadores y la fenología de estas interacciones.

La avispa parasitoide<sup>140</sup> *Hyposoter horticola* parasita una fracción fija de larvas de la mariposa hospedadora *Melitaea cinxia*, durante un periodo de tiempo muy limitado, que consiste en tan solo un par de horas por cada ciclo vital de la mariposa (de aproximadamente un año). La avispa pone sus huevos en larvas completamente desarrolladas pero que aún no han salido del huevo, de modo que el periodo de vulnerabilidad del hospedador es extremadamente limitado. Pese a ello las avispas logran una alta tasa de persistencia parasitoide en el rango de sus hospedadores (Van Nouhuys & Ehrnsten 2004) y consiguen propagarse con eficiencia entre poblaciones de mariposas. Las avispas se sincronizan *con* y ubican *a* las poblaciones naturales de sus hospedadores a las que visitan unas semanas antes de que estas se vuelvan vulnerables. Transcurrido este lapso las avispas vuelven al lugar y coincidiendo con el hospedador en sus horas de vulnerabilidad, parasitan allí los huevos. Al ubicar a los hospedadores con antelación la avispa extiende el tiempo disponible para infectar, de horas a semanas<sup>141</sup>. Son estos los ejemplos necesarios para definir las actividades de construcción de nichos fenológicos, pues a través de ellos podemos constatar la participación de los simbioses parasitoides en el modelado de los ciclos biológicos de sus hospedadores, *son especialistas induciendo cesuras ontogenéticas mediante su propia fenología*.

Las avispas no solo planifican y cronometran su estrategia, regulan además el despliegue de su comportamiento mediante señales bioquímicas. La población de avispas es constantemente un tercio de la población de mariposas (Van Nouhuys & Hanski 2002a, 2002b). Después de depositar sus huevos, las avispas marcan con biomoléculas a las larvas que han infectado disuadiendo así a otros parasitoides. Ambos eventos, el de la planificación y el de la disuasión, son ejemplos de construcciones fenológicas de nicho del tipo 0. Así mismo, la movilidad de las avispas entre poblaciones de hospedadores resulta sumamente efectiva y en tanto que comportamiento itinerante puede considerarse como un

---

<sup>140</sup> Un parasitoide es un organismo que vive en estrecha asociación simbiótica a expensas del anfitrión, lo que eventualmente resulta en la muerte del anfitrión.

<sup>141</sup> "(...) the wasp finds virtually all host egg clusters in the weeks before the hosts become vulnerable to parasitism, and then later returns to parasitize them. By locating the hosts before their vulnerability, the wasp extends the time available for searching from hours to weeks." Van Nouhuys & Ehrnsten 2004:661

ejemplo de construcción de nichos temporales del tipo 1. Esta combinación entre actividades CNF-0 y CNF-1 resulta en una novedosa estrategia facilitada por comportamiento de alimentación local y movilidad que permiten actividades CNF-2 sumamente eficientes pese a que el hospedador es vulnerable a la infección durante solamente una milésima parte de su ciclo de vida (Van Nouhuys & Ehrnsten 2004).

La coincidencia en la interacción huésped-parasitoide persiste a través de un conjunto coordinado de dinamismos etológicos, fisiológicos, sinecológicos y epidemiológicos. Los parasitoides están limitados por múltiples aspectos como la resistencia fisiológica del hospedador (Fellowes & Godfray 2000), los comportamientos defensivos o de evasión (Stamp 1982; Briggs & Latto 1996; Hunter 2000), además de la densidad y la distribución de las poblaciones de hospedadores (Allen 1990; Godfray & Godfray 1994; Lei & Hanski 1997, 1998). Los parasitoides contrarrestan estas desventajas construyendo nichos que les permiten vencer desajustes fenológicos (Godfray *et al.* 1994; Munster-Swendsen & Nachman 1978; Van Nouhuys & Lei 2004).

Los parasitoides no solo regulan la respuesta inmune del hospedador (Quicke 1997, Godfray 2000), sino que ejecutan además comportamientos elaborados de búsqueda y manipulación recurriendo a estrategias de aprendizaje y construyendo historias de vida inusuales (Van Nouhuys & Ehrnsten 2004). Aunque se han definido mecanismos específicos, la mayoría de los eventos que regulan la interacción entre hospedadores y parasitoides permanecen siendo desconocidos. Si consideramos que la identificación de los parasitoides es metodológicamente difícil (Smith *et al.* 2008) y sumamos a este hecho la destrucción amplia y acelerada de nichos sinecológicos y fenológicos; es fácil prever que muchas de estas interacciones han quedado y quedarán completamente ignoradas. Nuestro entendimiento sobre la importancia, ubicuidad y complejidad de estos procesos simbiótico-fenológicos se encuentra gravemente amenazado. Por lo que respecta a nuestros intereses, si este panorama persiste, será difícil o imposible considerar la relevancia evolutiva de interacciones fenológicas tan exquisitas como singulares, con base a los cuales podemos describir y explicar la evolución sinecológica de la vida.

*A modo de resumen, las modificaciones biológicas de cronogramas ontogenéticos, ciclos vitales o historias de vida de socios simbióticos se definen aquí como construcción de nichos fenológicos del tipo 2. Mediante cambios en su metabolismo, comportamiento, fisiología o desarrollo, los organismos pueden modificar la secuencia, duración e*

*interacción de estadios de desarrollo propios o de socios evolutivos a fin de mantener el acuerdo simbiótico a través de las generaciones por lo que los procesos de CNF-2 se desarrollan en escalas de tiempo sinecológicas y ontogenéticas.*

### 3.3.1.4 CNF-3: Modificación de ciclos vitales e historias de vida (construcción de ciclos vitales)

Dada la interacción entre *ciclos e historias de vida* los holobiontes promueven o contrarrestan cambios en la estructura de su paisaje simbiótico-fenológico mediante la modificación de *sus* patrones de persistencia, reproducción y desarrollo con consecuencias directas sobre los ciclos biológicos de los holobiontes. Los simbiotes mediante la ejecución de cambios etológicos, metabólicos, fisiológicos o embriológicos son capaces de inducir modificaciones profundas en los ciclos e historias de vida de sus contrapartes simbióticas; *construyendo* en ellos nuevos patrones de persistencia, generación, desarrollo y reproducción mediante la aceleración, ralentización de los estadios actuales de desarrollo o mediante la creación de nuevos estadios de desarrollo.

La **CNF-3** dirige la observación hacia el ciclo e historia de vida del holobionte y las modificaciones que en este ciclo han sido contribución, tanto de las actividades constructoras de sus estadios previos como a las actividades constructoras de la comunidad que coexiste con cada uno de estos estadios. La CNF-3 coincide con la construcción de ciclos biológicos e historias de vida de holobiontes. A diferencia de la CNF-2, que modifica los cronogramas de interacción mediante el ajuste fenológico entre ciclos de vida; la CNF-3 modifica ciclos vitales mediante la creación de nuevos estadios.

Eventos como la *diapausa* y la *criptobiosis* pueden interpretarse como la introducción constructora de nuevos estadios metamórficos o la modificación de los estadios actuales, siendo estos, casos de modificaciones profundas de ciclos biológicos mediadas por actividades de construcción de nichos fenológicos del tipo 3. Del mismo modo, puede interpretarse como CNF-3 la producción de **nuevos estadios de desarrollo postembrionario** de plantas y animales.

*Aun cuando existe evidencia de que los eventos citados como ejemplo de CNF-3 suceden en organismos holobiontes, no hay de momento una hipótesis unitaria que los describa o explique citando los cambios en las relaciones simbióticas y fenológicas como consecuencia de actividades constructoras.* La perspectiva aquí adoptada permite sugerir que, entre otros, tales procesos biológicos son el resultado de actividades de construcción de nichos fenológicos.

Considérese *en primera instancia* el proceso de la diapausa. A diferencia de la latencia, la diapausa es un estadio metamórfico que determina el ciclo de vida inusualmente largo de algunas plantas e insectos cuyos brotes emergen de manera masiva tras extensos periodos de letargo. Algunos bambúes emergen tras periodos de tiempo que varían según la especie entre 3 y 12 décadas (Janzen 1976; Keeley & Bond 1999). Algunas plantas del género *Strobilanthes* son conocidas como especies de floración periódica (Kakishima *et al.* 2011) que sincronizan masivamente el evento fenológico cada 6 años. Por otra parte, en todos los órdenes de la clase insecta se conocen ciclos prolongados que abarcan más de un año. Los casos más relevantes son el de las cigarras *septendécimas* (*Magicicada septendecim*) de Norteamérica cuyo ciclo de vida dura 17 años (Marlatt 1907; Alexander & Moore 1962); o el caso de los milpiés de los trenes de Japón (*Parafontaria laminata*) con un ciclo de vida de 8 años (Toyota *et al.* 2006). Esos eventos son la manifestación de una fenología extravagante que implica, *por una parte*, el letargo en alguno de los estadios de desarrollo y *por otra*, la sincronización del evento fenológico. Aunque la floración en el caso de las plantas y la emergencia de adultos en el caso de los insectos coincide de manera periódica y sincrónica con una estación determinada del año, el número de ciclos estacionales que tarde en suceder habrá dependido, según la hipótesis aquí planteada, al menos en algún sentido, de una construcción progresiva de nichos fenológicos. Se trata del ajuste biológico de la fenología poblacional del holobionte en relación con la holobiocenosis (*vid.* 1.3.2). Las comunidades de simbioses contribuyen en la inducción, prolongación y fin de la latencia construyendo nichos fenológicos en el ciclo biológico del holobionte.

En los anteriores tipos de CNF-(0, 1, 2) las consecuencias de las actividades constructivas se distribuyen en el paisaje simbiótico-fenológico. Adicionalmente, con las actividades de CNF-3 las consecuencias constructivas se manifiestan en la modificación de un ciclo vital o historia de vida “dentro” de aquel paisaje. Los primeros casos de CNF construyen *sobre* la estructura del metaholobionte sinecológico en el que se desarrollan los ciclos vitales interdependientes; el último caso de CNF construye directamente *sobre* los ciclos vitales. *Podría decirse como una generalidad que permita entender las proporciones entre las actividades de CNF-3 y el resto de CNF; que la CNF-3 construye ciclos vitales en holobiontes, los cuales, dada las particularidades de sus historias de vida construyen, a su vez, nichos fenológicos de los tipos 1 y 2.*

Desprendiéndose de estas actividades en todos los casos, consecuencias evolutivas que se amplifican en toda la holobiocenosis.

La prolongación de los ciclos biológicos en insectos, por ejemplo, puede deberse principalmente a cuatro causas: *i)* un desarrollo larvario lento, *ii)* la prolongación de la etapa adulta con varios periodos de reproducción, *iii)* la prolongación de la diapausa, y *iv)* la combinación de las anteriores dinámicas en un mismo ciclo de vida (Danks 1992; Saulich 2010). Sugiero que en cada uno de estos aspectos participan *comunidades simbiotas de construcción*. Más aún, cada estadio metamórfico en todo holobionte cuenta con una *particularidad simbiótico-fenológica* que lo diferencia dinámica y sinecológicamente de los otros estadios del holobionte en cuestión (y de cualquier otro holobionte). Para aclarar este punto es necesario hacer explícitas cinco asunciones:

- I. Los ciclos biológicos son procesos holobióticos extendidos en el tiempo.
- II. Los ciclos biológicos complejos definidos por dramáticos cambios en el plan corporal del holobionte son, así mismo, definidos por dramáticos cambios de su sinecología. Es decir, que cada estadio correlaciona con cambios mayores en la composición de la microbiota asociada al hospedador, así como en las relaciones simbióticas del hospedador con su entorno.
- III. En virtud de I y II, los ciclos biológicos complejos pueden diferenciarse en momentos de procesos metamórficos y sinecológicos que se corresponden con los estadios metamórficos.
- IV. En cada uno de estos momentos o *estadios* el holobionte forma parte de una comunidad que construye nichos sinecológicos en su holobiocenosis, pero además, construye las condiciones de posibilidad para sus subsecuentes estadios.
- V. Como resultado de las anteriores asunciones es posible interpretar la metamorfosis como una secuencia ecológica de holobiontes que se van sucediendo a lo largo de un mismo ciclo vital complejo.

La oruga o larva de una mariposa, podría decirse, por ejemplo, es un *momento del desarrollo holobionte* en relación sinecológica con los otros momentos de su ciclo vital como la *pupa* o el *imago*. Oruga, pupa e imago forman parte de una *sucesión* de comunidades de desarrollo (cada microbiota asociada a un estadio metamórfico) que *se suceden sinecológicamente en un mismo ciclo vital*. Del mismo modo, la mariposa adulta forma parte de una holobiocenosis que incluye toda la fauna y la flora asociada en su nicho

sinicológico. Los momentos metamórficos están sinicológicamente diferenciados tanto como lo pueden estar los ciclos biológicos de holobiontes de distintas especies aunque, desde luego, tales diferencias dinámicas se incrustan en un mismo sistema: el metaholobionte sinicológico (*vid.* 1.3). La analogía es adecuada e incluso constatable en términos de herencias ecológicas de microbiotas (Näpflin & Schmid-Hempel 2016; Haag 2018; Roughgarden 2019), pero además, lo es en términos constructivos: la comunidad del *holobionte oruga* construye el nicho sinicológico que heredará el *holobionte pupa* y este, asimismo, construye el nicho sinicológico que heredará el *holobionte imago*. Podría irse aún más lejos al proponer que existen dos tipos de holobiocenosis: *una* holobiocenosis en la que los ciclos de los holobiontes coexisten conformando el paisaje simbiótico-fenológico y *otra* holobiocenosis constituida por momentos dinámicos en la que los procesos metamórfico y sinicológicos (antes llamados estados metamórficos) se suceden conformando el ciclo vital del holobionte.

Llamaré a la primera holobiocenosis: ***metaholobionte sinicológico*** (*sensu stricto*); mientras que a la segunda holobiocenosis denominaré ***metaholobionte ontogénico***, puesto que puede interpretarse de acuerdo con nuestra ontología procesal adoptada (*vid.* 1.2) como una concatenación de procesos anidados que persisten y son aprehensibles en tanto que momentos más o menos estables del ciclo de un holobionte extendido en el tiempo. Es importante tener en cuenta que en ambos casos, los momentos de unos y otros procesos se encuentran todos recíprocamente referidos por la simbiología y fenología del sistema sinicológico. Existiendo en cada caso, una matriz de microorganismos que dinamizan todas las interacciones posibles. En consideración a esto último, a partir de aquí no me referiré a estos momentos del desarrollo postembrionario como ***estadios metamórficos***, sino específicamente como ***procesos metamórfico-sinicológicos***. *No son estados, sino procesos. No procesos individuales, sino sinicológicos.*

Atendiendo al caso de la diapausa, esta consistiría en una sucesión de fases de ralentización metabólica entre dos momentos de actividad evidente (Gr. διάπαυσις *separación mediante una pausa*), inducida, prolongada o contrarrestada (de modo directo e indirecto) por actividades constructivas que modifican la estructura simbiótica y fenológica del holobionte. En el caso de la diapausa la actividad constructiva de nichos fenológicos del tipo 3 se manifiesta como la construcción de una pausa metabólica y

fisiológica que las comunidades simbióticas construyen entre los momentos metamórfico-sinecológicos previos y posteriores.

Si bien la perspectiva dinámica de la diapausa supone cierta tradición, no ha sucedido lo mismo con la perspectiva sinecológica aquí propuesta, ciertamente novedosa. La visión dinámica ha generado rendimientos teóricos. Por ejemplo, al acuñar el término *fisiogénesis* (Andrewartha 1952) como complemento conceptual del término *morfogénesis*, se ha hallado una clara distinción entre la progresión en los cambios fisiológicos durante la diapausa y las modificaciones postembrionarias del plan corporal (metamorfosis). Estas distinciones conceptuales sumadas a las actuales y potentes técnicas moleculares en bioquímica analítica y genética han proporcionado herramientas para distinguir los mecanismos regulatorios, evolutivos y ecofisiológicos de la diapausa (Košťál 2006).

En tanto que proceso, la diapausa se ha estudiado, por ejemplo, en insectos (Danilevsky *et al.* 1970; Danks 1994; Denlinger 2002; Hodek 2013), rotíferos (Gilbert & Schröder 2004), nematodos (McSorley 2003), lombrices de tierra (Jimenez *et al.* 2001), crustáceos (Gyllström & Hansson 2004), moluscos (Attia 2004), etc. Sin embargo, en tanto que proceso sinecológico, no existe una perspectiva consolidada más allá de la constatación de que, por ejemplo, milípedos (Byzov 2006; Nagae *et al.* 2021), colémbolos (Tebbe *et al.* 2006; Amasya & Narisawa 2021), cigarras (Salzman *et al.* 2018), rotíferos (Assis *et al.* 2020; Eckert *et al.* 2021), nematodos (Wilschut & Geisen 2020; Elhady *et al.* 2021), lombrices de tierra (Medina-Sauza *et al.* 2019; Omosigho *et al.* 2021), crustáceos (Štrus *et al.* 2006; Bredon 2019; Bredon *et al.* 2021), moluscos (Rossbach 2021), etc., todos ellos animales con capacidad de diapausa, son holobiontes cuyas relaciones simbióticas estructuran la holobiocenosis alterando dramáticamente los ciclos de nutrientes y los ciclos biológicos coexistentes.

Considero necesario potencializar la perspectiva sinecológica citando además de los aspectos adaptativos estándar, actividades constructivas como factores causales de la estabilidad sinecológica y la plasticidad fenotípica de procesos metamórficos como la diapausa. Algunos estudios demuestran que los insectos diapaúsicos actúan como importantes ingenieros del ecosistema (Toyota *et al.* 2006; Yang 2012). De acuerdo con la RSTE es posible ser más amplios en descripciones y más profundos en la investigación de las causas evolutivas y ecológicas que explican la evolución de estos ciclos vitales si estudiamos los procesos constructivos que estaría actuando en distintos niveles

sinecológicos (*vid.* 3.1.3). Los insectos diapaúsicos conforman comunidades de construcción de nichos sinecológicos que producen y modifican pactos simbióticos y fenológicos en la holobiocenosis. A la vez que los ciclos biológicos complejos de estos insectos diapaúsicos son el resultado de la construcción de nichos temporales mediante actividades de CNF-3.

Se ha visto como en el proceso ontogenético postembrionario los distintos estadios actúan como comunidades de construcción de las condiciones de posibilidad que facilitan la estructura de los *momentos metamórfico-sinecológicos subsecuentes*. Según el ejemplo citado, el holobionte oruga construye las condiciones sinecológicas que posibilitan la entrada en escena de los holobiontes pupa e imago. Vemos ahora como la comunidad asociada a cada uno de estos momentos holobiontes, dentro de su holobiocenosis, modifica construccionalmente la duración de cada uno de ellos. Es como si oruga, pupa e imago fuesen tres generaciones que construyen y heredan los nichos sinecológicos sucesivos que definen a un *breve linaje* repartido en un mismo ciclo.

Los ciclos vitales pueden ser tan complicados como se quiera, aún ahora nuestro conocimiento sobre las variaciones de los ciclos de reproducción y las historias de vida es escaso. En cierto sentido, el ciclo vital de un holobionte es una sucesión de momentos morfológica y sinecológicamente tan diferenciados que podríamos distinguir en cada etapa del ciclo (extendido en el tiempo) un holobionte que prepara el nicho para el holobionte sucesivo de la siguiente etapa del ciclo. La propuesta formulada no es del todo extravagante. Considérense, por ejemplo, los ciclos *digénicos* o *trigénicos* que se desarrollan en la sucesión de dos o tres generaciones, respectivamente, cada una de ellas originada a partir de dos tipos de células reproductoras: gametos y esporas. Este proceso conocido como *alternancia de generaciones* (Steenstrup 1845) o *metagénesis* permite que un organismo produzca una descendencia completamente diferente, la cual originará una progenie que regresará a la forma del antecesor<sup>142</sup>. El gametofito produce los gametos que darán lugar a un esporofito productor de esporas. Las esporas al germinar producen nuevamente un gametofito.

---

<sup>142</sup> “the remarkable, and till now inexplicable phenomenon of an animal producing an offspring, which at no times resembles its parent, but which, on the other hand, itself brings forth a progeny, which returns in its form and nature to the parent animal, so that the maternal animal does not meet with its own resemblance in its own brood, but in its descendants of the second, third, or fourth degree of generation.” Steenstrup 1845:1

La perspectiva construccional remarcará el hecho de que tanto el gametofito como el esporofito son momentos sinecológicos diferenciados que al alternarse desempeñan actividades construccionales específicas. Estas actividades modifican los nichos sinecológicos preparándolos y heredándolos a las siguientes generaciones de un mismo ciclo, así como preparándolos y heredándolos a los ciclos coexistentes (de otras especies) y descendientes (de la misma especie).

Citaré el ejemplo de las *rhodophytas*, un grupo de alrededor de 7100 especies de algas (Lee *et al.* 2016). Estas algas desarrollan ciclos de vida con tres generaciones sucesivas: 1) el *gametofito* (productor de gametos), 2) el *carposporofito* (productor de un primer tipo de esporas), y 3) el *tetrasporofito* (productor de un segundo tipo de esporas). El cigoto (huevo) de las *rhodophytas* es simbiote de el gametofito femenino y desarrolla una segunda generación denominada carposporofito. El carposporofito tiene una organización vegetativa reducida y produce un tipo de esporas (carposporas) las cuales, a su vez, germinan en una tercera generación, el tetrasporofito, que producirán otro tipo de esporas (tetrasporas). Las tetrasporas formarán una nueva primera generación (gametofito) completando así tres generaciones un ciclo vital. Esta alternancia de generaciones es sumamente maleable y depende de inducciones fenológicas. En relación con factores ambientales, por ejemplo, las carposporas pueden germinar en gametofitos, evitando la fase de tetrasporofito; o bien, los carposporofitos pueden producir tetrasporas sin pasar por la fase de vida libre que representa el tetrasporofito. En cualquier caso, entre las especies de algas existen ciclos de vida particulares con distintos grados de complejidad morfológica que se estructuran sobre la base del ciclo común digenético (esporofito y gametofito).

Este ciclo de *reproducción ontogenética* es citado aquí para ofrecer la hipótesis de que la sucesión de estadios metamórficos en animales holometábolos es una convergencia ecológica (diríase sinecológica) de los ciclos trigenésicos en *rhodophytas*. Existe, no obstante, una notable diferencia entre ambos casos. Mientras que los estadios metamórficos del insecto (larva, pupa e imago) suceden en la misma línea ontogenética, sin necesidad de un evento reproductivo (como el que origina el huevo del insecto); las generaciones del alga (gametofito, carposporofito, tetrasporofito) se alternan mediante células reproductoras germinales haploides y diploides. Pese a esto, puede ofrecerse el ejemplo como analogía interesante en términos sinecológicos. Tanto la sucesión de estadios postembrionarios (*metamorfosis*) como la alternancia de generaciones (*metagénesis*) permiten que un mismo

ciclo, debido a abruptas modificaciones morfológicas, fisiológicas y sinecológicas participe de modos distintos en la construcción del nicho y contribuya en cada etapa con una modificación específica del medio que heredará a las etapas subsecuentes del ciclo. Es debido a estas particularidades sinecológicas que los organismos mediante CNF-3 participan notablemente en su propia ontogenia, a la vez que en cada etapa se benefician de las actividades constructivas de su comunidad biológica. La plasticidad en la estructura de los ciclos vitales complejos representa una notable ventaja adaptativa respecto de historias de vida en las cuales los organismos al salir del huevo son muy semejantes, salvo en el tamaño, a los organismos adultos, o carecen de la capacidad biológica de recurrir a estadios como la diapausa. Esta ventaja adaptativa, sugiero, según el programa de investigación aquí desarrollado (RSTE; *vid.* Cap. 1), ha sido llevada a cabo por la actividad constructiva de comunidades biológicas, específicamente, mediante CNF-3.

Con esta analogía, postulada como una posible convergencia ecológica, entre sucesión de estadios metamórficos y alternancia de generaciones, se podrá investigar cómo es que los organismos, sinecológicamente, participan en el diseño de sus ciclos vitales e historias de vida.

Siguiendo con el ejemplo de la diapausa considérese en primer lugar los aspectos ambientales que posibilitan el desarrollo de las actividades de construcción de nichos fenológicos. Las comunidades de construcción reaccionan ante condiciones *sub-óptimas* persistentes como: *a)* la presencia de enemigos naturales, *b)* la baja disponibilidad o calidad de los recursos, o *c)* las condiciones deficientes de humedad o temperatura. En una secuencia de cambios continuos y recíprocos de la estructura sinecológica, las comunidades se suceden de modo diferencial promoviendo o contrarrestando la diferenciación de ciclos ontogénicos o la prolongación de los ciclos de vida.

En las poblaciones afectadas por los factores limitantes, la diapausa permite a los organismos explotar recursos estacionalmente fluctuantes, diversificarse en hábitats tropicales o colonizar regiones templadas y polares (Košťál 2006). En el caso de los insectos, las condiciones adversas parecen haber presionado selectivamente hasta diferenciar morfológica, fisiológica y sinecológicamente a los organismos en una serie de estados metamórficos específicos. Complementariamente, las actividades de construcción de nichos sinecológicos y fenológicos han contribuido a la diferenciación metamórfica de

los ciclos biológicos de insectos (y de todos los holobiontes) modificando por medio de actividades comunitarias la estructura del sistema sinecológico.

Una vez adquirida la novedad evolutiva del desarrollo *larvario* y posteriormente *pupal* (en el caso de insectos con metamorfosis compleja), pudieron manifestarse fenotípicamente cambios, igual de dramáticos a los cambios en la morfología del insecto, concernientes a su simbiología y fenología. Estos cambios pudieron, así mismo, haber modificado el número, duración u orden de sucesión de los estadios metamórficos; alterando la duración de los ya existentes o introduciendo nuevos estadios de acuerdo con las actividades construccionales de los simbios. Se trata de una reciprocidad entre la estructura de asociaciones simbióticas y la estructura de los ciclos de vida implicados.

Un modelo general pondría en interacción a distintos tipos de actividades de CNF hasta que finalmente una comunidad de construcción es capaz de modificar la estructura del ciclo biológico o historia de vida de un holobionte. Tal modelo consistiría en la siguiente secuencia de procesos sinecológicos:

- 1) Actividades construccionales de la microbiota modifican la estructura simbiótico-fenológica del holobionte hospedador en relación con su holobiocenosis.
- 2) La modificación de las relaciones sinecológicas microbiota-hospedador promueve o contrarresta nuevas asociaciones coevolutivas del holobionte con simbios parásitos, depredadores o mutualistas.
- 3) Las nuevas asociaciones coevolutivas (o las variaciones fenológicas) entre el holobionte y sus simbios modifican construccionalmente la estructura del ciclo vital del holobionte. En el caso de la diapausa esta modificación se manifiesta, creando, dilatando o añadiendo estadios latentes en la ontogenia del insecto (CNF-3 *sensu stricto*).
- 4) El cambio en la estructura del ciclo vital del holobionte, a su vez, redefine la composición de las comunidades microbianas en cada uno de los estadios, permitiendo que cada etapa del proceso metamórfico se diferencie en una simbiología y una fenología propia.
- 5) Como consecuencia, los estadios metamórficos definidos por dramáticos cambios en el plan corporal del holobionte son originados, mantenidos, inducidos y modificados por dramáticos cambios en la estructura sinecológica del ciclo vital.

Estos cambios sinecológicos, así mismo, pueden tener consecuencias recíprocas sobre el desarrollo y evolución de la metamorfosis.

Las interacciones simbióticas en el continuo definido entre el mutualismo y el parasitismo obligado, así como la imprevisibilidad de las condiciones ambientales pueden inducir a que los organismos extiendan su diapausa, y en consecuencia, prolonguen su ciclo vital (Saulich 2010). En insectos, la prolongación de los ciclos vitales es común cuando estos se desarrollan en conos y agallas; o cuando se alimentan de flores, frutos o semillas de especies vegetales con patrones irregulares de floración y fructificación (Saulich 2010). También sucede cuando los organismos están sometidos a presiones impredecibles de selección como la presencia periódicamente irregular de depredadores o parásitos, así como la falta o irregularidad en la disponibilidad de alimento. Como puede verse la prolongación o la producción de nuevos estadios diapaúsicos se relaciona con la presencia de inductores fenológicos en la sinecología del sistema.

Así mismo, la mayoría de los insectos portan microorganismos simbióticos que participan en los procesos del ciclo de vida del huésped. El lapso de la prolongación y la profundidad de la diapausa es un carácter fenológico que presenta plasticidad fenotípica: será más o menos prolongada y más o menos profunda en el contexto de la población, según el diferencial de relaciones simbióticas e inducciones fenológicas. En algunos casos, puede tratarse de una simple inactividad o *quiescencia*; mientras que en otros casos puede llevar a la comunidad de organismos a un estado *extra* de diapausa o conllevar a un estado latente extremo llamado criptobiosis. La diapausa es un estado fisiológico alternativo al de la reproducción cuya fenología e intensidad depende marcadamente del fotoperiodo estacional siendo la duración de los días la señal ambiental más importante que induce o revierte el estado de la diapausa. No obstante, complementariamente al fotoperiodo, las relaciones holobiocenóticas son determinantes fenológicos en la estructuración, periodicidad y sincronización de ciclos biológicos inusualmente largos.

Con el modelo propuesto, volvamos al ejemplo de las cigarras del género *Magicicada*. Estas cigarras tienen ciclos de vida inusualmente largos en relación con el grupo de los insectos (Grant 2005). Sus ciclos vitales son además periódicos. Se dice que un insecto es periódico si en *primer lugar*, el ciclo de vida tiene una duración fija de  $k$  años ( $k > 1$ ) y si, en *segundo lugar*, los adultos no aparecen todos los años, sino sólo cada  $k$  (n) año (Bulmer 1977). Se trata de ciclos de vida con una periodicidad de 13 y 17 años (dependiendo de la

especie) altamente sincronizados puesto que en los 12 o 16 años intermedios surgen muy pocos o ningún adulto en localidad alguna en la que habitan. Las cigarras “trece y décimas” (*Magicicada tredecim*) y las cigarras “sete y décimas” (*Magicicada septendecim*) pasan la mayor parte de su vida en un estado larval subterráneo alimentándose de los fluidos diluidos del xilema radical de los árboles. Cada 13 o 17 años emerge toda una generación de adultos alados que domina brevemente su ecosistema. Desde las ramas de los árboles las cigarras adultas producen coros sincronizados con un periodo de pocos segundos que varían en el espacio y en el tiempo (Sheppard *et al.* 2020). Las cigarras *auto-*organizan su comportamiento reproductivo sincronizándolo en el espacio (Sheppard *et al.* 2020). En este caso atendemos a dos fenómenos biológicos notables. El primero se relaciona con la *periodicidad* de la prolongación del estadio de diapausa (13 o 17 años), el segundo se relaciona con la *sincronicidad* en la emergencia de los adultos alados.

A fin de explicar la evolución de ciclos de vida largos y sincronizados se han formulado varias hipótesis, algunas de ellas tienen un implícito sentido sinecológico. Se ha sugerido, por ejemplo, que los periodos se definen: *a)* como una característica seleccionada para favorecer la demanda estacional de los depredadores (Lloyd & Dybas 1966; Itô 1998); *b)* al ser seleccionados cuando favorecen la desincronización con el ciclo de depredadores y parásitos (Lloyd & Dybas 1966; Hoppensteadt & Keller 1976); *c)* cuando favorecen la emergencia mejorada de los adultos sincronizados (Martin & Simon 1990); o *d)* cuando la estructura temporal de estos ciclos ha sido beneficiada por la competencia *inter-*específica de las larvas de distintas especies de cigarras (Bulmer 1977). Todos estos aspectos son susceptibles de haber sido producidos por actividades de construcción de nichos fenológicos.

Consideremos el primer caso: la estrategia de saciar a los depredadores. Ofrecer poblaciones con un número elevado de cigarras a los depredadores beneficia estadísticamente a la sobrevivencia de cada individuo aunque de hecho muchos de ellos mueran. Saciar al depredador garantiza la sobrevivencia de la población y para preservar esta estrategia las poblaciones se sincronizan y concentran durante pocos días cada 13 o 17 años. Recíprocamente, alargar el ciclo de vida también favorece a la sincronización. No todas las ninfas han accedido de modo semejante a los recursos y las condiciones ambientales fisicoquímicas en tierra, algunas larvas habrán accedido de mejor modo al xilema de las raíces o a mejores condiciones ambientales; estas madurarán antes que otras

menos afortunadas. Sin embargo, tanto las primeras como las últimas salen al mismo tiempo reforzando la estrategia de dar saciedad a los depredadores. Habría, en este caso, bucles de interacción entre distintos tipos de actividades fenológicas de construcción de nichos. La “espera” de los individuos que maduran primero, puede considerarse una actividad de CNF-0. Así mismo, la coordinación supone inducciones fenológicas que pueden tener sobre los individuos que maduran antes, tanto las larvas aún inmaduras como los simbioses del sistema; estos potencialmente podrían ejecutar actividades de CNF-1 y 2 que induzcan la sincronización del evento de la emergencia.

Pensemos ahora en otro rasgo notable del comportamiento de las cigarras periódicas que favorece a la saciedad de sus depredadores. Las cigarras periódicas exhiben rasgos fenotípicos temerarios. Por una parte, llevan su cutícula orlada de colores iridiscentes; mientras que sus alas son reflectantes. Tales rasgos son conspicuos para los depredadores. Por otra parte, las cigarras periódicas exhiben un comportamiento dócil siendo menos ágiles en su acto de evasión que las cigarras no periódicas. Parecieran entregarse al apetito de sus depredadores sin oponer resistencia. Sugiero que esta última particularidad posiblemente refleje aquello que se ha denominado más arriba una *cesura etológica*. Es decir, que este comportamiento podría ser la huella dejada en la etología de las cigarras debido a un evento ancestral de CNF-2. Un posible simbiote que hubiese actuado como un “manipulador del comportamiento” podría en algún momento del pasado ecoevolutivo haber utilizado a las cigarras adultas como vectores para infectar a un hospedador secundario en el cual podría finalmente completar el ciclo. Este sería un caso semejante al ya citado antes: el gusano *Paragordius varius* que induce el “suicidio” del grillo *Acheta domesticus*. Puede suponerse también que tal simbiote persiste en la actualidad sinecológica sin que haya sido descrito aún, pero es más probable que se haya disociado de las cigarras debido a la estrategia de prolongación de la latencia. Una vez perdido el supuesto simbiote manipulador, podemos suponer que el comportamiento temerario persiste como una cesura etológica.

Si pueden admitirse, aunque sea de modo provisional las hipótesis que se van acentuando, puede aceptarse el hecho de que todos los eventos ecoevolutivos que producen asombro dado a lo alejados que se encuentran de los modelos no sinecológicos de evolución y ecología; son producidos por actividades constructivas sinecológicas y en muchos casos, por distintos tipos de actividades de construcción de nichos fenológicos.

Otro aspecto sorprendente, además de la periodicidad y la sincronización, consiste en que la cantidad en años entre los eventos reproductivos son números primos (13 y 17). Algunas hipótesis sugieren que un número de años primo es la solución óptima para evitar la hibridación entre *poblaciones simpátricas* (Williams & Simon 1995; Cooley *et al.* 2001, 2003) o evadir la interacción con depredadores y parásitos también periódicos<sup>143</sup>. Si las cigarras se reprodujeran en periodos de  $n$  años, siendo  $n$  un número compuesto, estas coincidirían en más de dos ocasiones con depredadores cuyos ciclos fueran iguales a los divisores del número de años del ciclo de la cigarra. Por ejemplo, si el ciclo de vida de la cigarra fuera de 12 años (12 no es un número primo, sino compuesto), estas coincidirían con parásitos o depredadores coexistentes cuyos ciclos de vida fueran de 2, 3, 4 y 6 años (siendo 2, 3, 4, y 6 todos los divisores del número 12).

Los ciclos de 13 y 17 años facilitan a que estos insectos contacten, a lo sumo, con 2 ciclos de vida de parásitos o depredadores (pues los números primos solo tienen 2 divisores: sí mismos y la unidad). Con un ciclo de 17 años las cigarras solo contactarán con parásitos y depredadores de ciclos de vida de 1 y 17 años, una vez cada 17 años. El ciclo de las cigarras pudo haberse construido sumando años a un ciclo originalmente anual en el cual fueron contrarrestadas –construccionalmente– la sincronizaciones con el ciclo vital del supuesto parásito o depredador, hasta estabilizarse el ciclo de la cigarra alrededor de los 17 años.

El mismo razonamiento puede aplicarse para describir y explicar la dilación de su ciclo biológico de 13 y 17 años con base en la sincronización del evento reproductivo. Una vez aisladas las poblaciones con ciclos de 13 y 17 años estas solo podrían coincidir en un evento reproductivo cada 221 años, pues el único factor común que tienen dos números primos es el producto entre ambos ( $13 \times 17 = 221$ ). Con tan escasa probabilidad de apareamiento *inter-* poblacional se ha generado una brecha reproductiva que ha derivado en la especiación de ambas poblaciones.

En todo caso, resulta útil suponer que en la estabilización evolutiva de tales eventos han intervenido una combinación de presiones de selección (Williams & Simon 1995) y actividades construccionales. La prolongación de la diapausa en estos insectos es un

---

<sup>143</sup> “To explain the evolution of prime-numbered reproductive intervals (life cycles), the hybridization hypothesis claims that prime numbers greatly reduce the chance of hybridization with other life cycles.” Yoshimura *et al.* 2009:288

estrategia evolutiva que pudo haber sido implementada de acuerdo con interacciones simbióticas y fenológicas articuladas con limitaciones ambientales como la disponibilidad de los alimentos, la presencia de depredadores y parásitos, así como con las presiones derivadas de la coexistencia de poblaciones en proceso de *segregación fenológica*. La totalidad de eventos adaptativos y construccionales que participaron en la instauración de estos ciclos biológicos pudieron además, haber desencadenado eventos de especiación (generación y persistencia de nuevas especies a partir de una población ancestral). Mientras se dilataban los ciclos biológicos, recíprocamente las poblaciones de estos holobiontes se diferenciaban sinecológicamente.

Atendamos a esto último. Desde la perspectiva estándar el proceso de generación de dos linajes a partir de un linaje ancestral (especiación) está condicionado por la adaptación diferencial de dos poblaciones en sendos nichos ecológicos entre los cuales no existe flujo génico. Debido a la imposición de barreras geográficas (Mayr 1954) la población original queda dividida en al menos dos, no pudiendo entre ambas poblaciones “hijas” intercambiar material genético por medio de la reproducción sexual. A lo largo del tiempo las diferencias entre las poblaciones hermanas que habitan en nichos ecológicos distantes se van acumulando de modo que aunque dichas poblaciones se pusieran en contacto no podrían generar descendencia fértil, dadas las mutaciones que se han conservado favoreciendo el aislamiento reproductivo (Prada & Hellberg 2021). Este tipo de especialización ecológica y segregación entre poblaciones se conoce como *alopatría* (Gr. ἄλλος *otro*; πατρίς *patria*).

Desde la perspectiva sinecológica, las actividades de construcción de nichos temporales o fenológicos facilitan el aislamiento reproductivo de dos poblaciones hermanas sin que estas se encuentren separadas espacialmente. La segregación de dichas poblaciones se produce, en efecto, pero no por la división del espacio ecológico, sino por la diferenciación del paisaje temporal. No habiendo barreras biogeográficas que aislen ecológicamente a las dos poblaciones hermanas intervienen mecanismos simbióticos y fenológicos de aislamiento. Este tipo de proceso evolutivo conocido como aislamiento reproductivo alocrónico (Gr. ἄλλος *otro*; πατρίς *tiempo*) o *simpatría* (Gr. σύν *juntos*; πατρίς *patria*) ha sido tradicionalmente considerado como secundario, es decir, que solo opera una vez se han producido eventos de aislamiento reproductivo por alopatria<sup>144</sup>. No

---

<sup>144</sup> “The genetic changes leading to depth segregation may evolve in geographic isolation as a prerequisite to coexistence or may emerge during primary divergence leading to new species.” Prada & Hellberg 2021:128

obstante, algunos refinamientos de las condiciones iniciales tanto poblacionales como ambientales podrían generar mejores modelos para el estudio de especiaciones ecológicas simpátricas (Débarre 2021). A pesar de esto, aún no ha sido explorada la idea de que como consecuencia de las interacciones simbióticas los holobiontes puedan establecer diferenciaciones fenológicas que podrían dividir ecológicamente una misma población sin que sean necesarias barreras biogeográficas.

Se ha sugerido, por ejemplo, que la variabilidad fenotípica del canto de aves y anuros, al igual que en la estridulación de los insectos, actúa como factor de aislamiento reproductivo. Sin embargo, el debate es amplio y en general no se reconoce o se reconoce como un proceso subsecuente al aislamiento reproductivo alopátrico. De todos modos sugiero que por sí solo el diferencial de cantos en una misma población de animales sexuados puede no ser relevante para producir un evento de especiación. Mediante el diferencial de acuerdos simbióticos y fenológicos que podrían estar asociados a la variación del canto o estridulación, existirían una gran cantidad de actividades constructivas que serían reforzadas por aquella etología específica pudiendo construir nichos temporales para la especiación simpátrica (alocrónica).

Así mismo, la sincronización en la emergencia podría no solo estar inducida por señales ambientales como ciclos anuales o ciclos de manchas solares que parecen estar correlacionados con el evento fenológico de las cigarras de Norteamérica; sino que serían inducidos también por la totalidad de interacciones simbióticas que los organismos ejecutan, siendo así posible correlacionar el evento evolutivo de la latencia con inducciones constructivas de tipos sinecológico.

Los ciclos vitales de los insectos periódicos son, así mismo, sincrónicos (Sheppard *et al.* 2020). Sin importar la intensidad de la latencia o la duración del ciclo de vida, los organismos maduros emergen al mismo tiempo después de su estado latente. Se postulan procesos endógenos que sumándose a los exógenos facilitan esta masiva sincronización periódica. Debido a que los ciclos e historias de vida prolongados son modificaciones de la estructura temporal de ciclos de vida anuales, que terminan por convertirse en la norma de existencia de estos organismos (Saulich 2010), aquí se consideran estos ejemplos paradigmáticos de CNF-3.

En el caso de algunos mesozoarios (*p. ej.* tardígrados, rotíferos e insectos) cambios abruptos de las condiciones ambientales como la sequía o cambios en las tasas de radiación solar, pueden desatar un proceso extremo de latencia llamado *criptobiosis* (Keilin 1959). La criptobiosis se inserta como un nuevo estadio ontogenético en cualquier momento del desarrollo embrionario o postembrionario de estos animales (Watanabe *et al.* 2002). La criptobiosis puede permitir a los animales vivir durante décadas en completo estado de deshidratación y soportando una gran variedad de condiciones ambientales extremas. Dentro de ciertos límites, sin importar los años que hayan transcurrido, los organismos criptobiontes emergen de su latencia extrema a su estado normal de *fanerobiosis* (Toro-Rivadeneira & González-Recio 2017) con la misma edad metabólica que tenían antes de entrar en ella.

La diapausa prolongada o el estado de criptobiosis son modificaciones profundas de los ciclos y los ritmos de desarrollo que configuran nuevas temporalidades ontogenéticas modificando radicalmente el paisaje temporal de los organismos. Imagine el caso de un organismo criptobionte que se mantenga durante una centuria aislado temporalmente de los procesos sinecológicos de su holobiocenosis. Al recuperar su estado *fanerobionte* todas sus interacciones simbióticas tendrán un efecto de *capsula temporal rota* e “invadirán” con sus ritmos los acuerdos hasta entonces apartados.

Considérese el caso de la criptobiosis en tardígrados. En tanto que holobiontes, los tardígrados son *eumetazoarios mesoscópicos* (animales multicelulares con una escala intermedia entre *micro-* organismos y *macro-* organismos) que establecen relaciones simbióticas con bacterias, hongos y protozoarios (Krantz *et al.* 1999; Vecchi *et al.* 2016; Vecchi *et al.* 2018). Aunque el conocimiento de las relaciones simbióticas de tardígrados es escaso, algunos estudios han sugerido que los tardígrados cuentan con simbiontes microbianos que se pueden transmitir verticalmente entre padres e hijos o adquirir mediante transferencia ecológica en la holobiocenosis mediante relaciones *inter-* específicas. De modo que en el holobionte coexisten una mezcla de linajes de microbios específicos del hospedador y microbios adquiridos ambientalmente cuyas proporciones y sucesión, como es regla natural de holobiontes, es altamente específica (Vecchi *et al.* 2018) y está orquestada por la sucesión de los estadios de desarrollo. La criptobiosis en tardígrados parece modificar el dinamismo de las comunidades microbianas al limitar, como sucede en

el caso de los rotíferos criptobiontes (Wilson 2011), la diversidad de bacterias que pueden desarrollar y sucederse a lo largo de la ontogenia del tardígrado.

Si bien la criptobiosis contribuye a definir la estructura y sucesión de las comunidades bacterianas, en sentido complementario, sugeriré que las comunidades bacterianas inducen fenológicamente criptobiosis mediante CNF-3. Aunque de momento esta es una hipótesis sin soporte experimental, se ha demostrado que entre los endosimbiontes típicos descritos para tardígrados se encuentra *Wolbachia*. Se ha tomado antes a este endosimbionte típico de artrópodos y nematodos como ejemplo de organismo constructor de nichos fenológicos del tipo-2 (*vid.* CNF-2), puesto que induce fenotipos reproductivos en sus hospedadores como la partenogénesis, una estrategia común en la historia de vida de ciertos tardígrados (Bertolani 2001).

Existe una correlación entre la presencia endosimbiótica de *Wolbachia* y la estrategia partenogenética en el heterotardígrado *Echiniscus trisetosus* (Vecchi *et al.* 2018). Asumiendo nuestra narrativa sinecológica es posible suponer que la criptobiosis está relacionada con la microbiota del holobionte y es pertinente sugerir correlaciones posibles entre la presencia de simbiontes como *Wolbachia* y el evento criptobiótico.

La CNF-3 sucede cuando los simbiontes ejecutan actividades de construcción de nichos fenológicos que terminan por modificar dramáticamente los ciclos biológicos de los holobiontes. En los casos de latencia y criptobiosis la modificación se manifiesta como una prolongación de estadios latentes en el tiempo. Puede también ocurrir que los simbiontes construyan nuevos estadios ontogenéticos postembrionarios. Es decir que, mediante sus actividades de construcción de nichos fenológicos los simbiontes “insertan” nuevos estadios ontogenéticos, o causan reordenamientos de los estadios actuales, produciendo así nuevos ciclos vitales que actúan como nichos fenológicos construidos sobre la ontogenia de los holobiontes.

Tal es el caso de CNF-3 que podría haber originado, o contribuido a originar, el proceso metamórfico, construyendo ciclos de desarrollo complejos en animales cuya vida comienza como una forma larvaria y que tras abruptas sucesiones de estados postembrionarios, se transforma en un juvenil adulto (Gilbert *et al.* 1996). La metamorfosis es una estrategia evolutiva tan antigua como eficiente. En sus casos más paradigmáticos se encuentra distribuida en cordados (como en la clase de los anfibios), artrópodos (como en

la clase de los insectos) y moluscos (como en la clase de los gasterópodos). Prácticamente todos los animales se someten a un periodo de remodelación postembrionaria de su plan corporal<sup>145</sup> (Werner 1988 Holstein & Laudet 2014; Ten Brink *et al.* 2019). Los hábitats y los recursos que son explotados por larvas distintas de los adultos son notablemente diferentes. Por lo tanto, larvas y adultos pueden coexistir sin competir por los recursos necesarios para el crecimiento, separándolos de aquellos recursos necesarios para la reproducción. Así mismo, cada etapa del desarrollo metamórfico puede adaptarse de modo extremo a un rol ecológico particular, como por ejemplo, el de la dispersión (Truman & Riddiford 1991).

Sugiero que los estadios metamórficos podrían ser una profunda consecuencia evolutiva de actividades constructivas de nichos fenológicos del tipo 3. Es decir, que mediante actividades constructivas, las comunidades de organismos simbiotes pueden construir su nicho fenológico en el ciclo vital de los holobiontes induciendo en ellos nuevos estadios metamórficos. Además de ampliar los ciclos vitales, como en el caso de la latencia y la criptobiosis, los organismos pueden cambiar dramáticamente las historias de vida de sus simbiotes.

En *primer lugar* se definirá la **metamorfosis** como una estrategia de producción, adaptación y especialización de nichos fenológicos en una misma línea ontogenética por medio de actividades constructivas que modifican la duración, orden y número de estadios. Las comunidades de simbiotes construyen nichos fenológicos *en* el ciclo vital de los holobiontes pudiendo insertar en el ciclo no sólo *cesuras ontogenéticas* (*vid.* CNF-2), sino además, como caso más extremo, nuevos estadios postembrionarios de desarrollo. Estos nuevos estadios son momentos sinecológicos altamente diferenciados en el desarrollo de un mismo holobionte.

El resultado evolutivo de la construcción de nichos fenológicos sobre ciclos vitales de holobiontes (cuando las comunidades simbióticas ejecutan ACNF-3) son modificaciones de la estructura temporal del ciclo biológico en cuanto al número, orden de sucesión o

---

<sup>145</sup> Debido a esto y aunque sea de modo provisional consideraremos aquí un quinto imperativo sinecológico (*vid.* 1.2.2), el *Imperativo Metamórfico*: Todos los organismos multicelulares experimentan diferenciación postembrionaria que en algún grado ha evolucionado inducida por relaciones simbiótico-fenológicas.

duración de los estadios, los cuales ofrecen material seleccionable para la diversificación de los paisajes simbióticos y fenológicos.

Complementariamente a la diversificación de las estructuras simbiótico-fenológicas, los distintos estadios metamórficos están sometidos a presiones selectivas diferenciales, lo cual se refleja evolutivamente en un “desacoplamiento” entre el genoma y cada uno de sus fenotipos metamórficos. Este desacoplamiento adaptativo (cuando un mismo genoma se expresa fenotípicamente en etapas con estadios dramáticamente diferentes) facilita la participación de respuestas complementarias a la selección natural a lo largo del ciclo de vida<sup>146</sup>, como por ejemplo, la construcción de nichos sinecológicos.

Ya se ha dicho que la metamorfosis pone de manifiesto un cambio en el plan corporal postembrionario, así como dramáticas transformaciones sinecológicas. Los ciclos de vida al estar estructurados por etapas plantean asuntos evolutivos únicos (Aguirre *et al.* 2014), ya que el mismo genoma persiste sometido –a través de los distintos fenotipos metamórficos– a una sucesión de presiones de selección diferenciables las cuales, así mismo, son reestructuradas mediante actividades constructivas que modifican la simbiología y la fenología del holobionte.

A lo largo de un ciclo vital complejo pueden distinguirse momentos sinecológicos diferenciados en el desarrollo del holobionte con amplias consecuencias evolutivas. En insectos, por ejemplo, la metamorfosis parece haber evolucionado a partir de formas con desarrollo directo (no metamórfico) siendo la adquisición evolutiva del desarrollo metamórfico un agente causal de su radiación adaptativa (Kukalova-Peck 1978; Carpenter 1992; Truman & Riddiford 1999). La metamorfosis en los insectos actuales se distribuye con un amplio rango, puede no ser diferente del simple crecimiento siendo los estadios inmaduros versiones más pequeñas de las formas adultas (insectos ametábolos), o puede en el otro extremo, contar con estadios larvarios, pupales y adultos marcadamente diferentes (insectos holometábolos).

---

<sup>146</sup> “Given the radical changes that occur at metamorphosis, selection may differ before and after metamorphosis, and the extent that genetic associations between pre- and post-metamorphic traits constrain evolutionary change is a subject of considerable interest. In some instances, metamorphosis may allow the genetic decoupling of life cycle stages, whereas in others, metamorphosis could allow complementary responses to selection across the life cycle.” Aguirre *et al.* 2014

El ciclo de vida de los insectos holometábolos (escarabajos, mariposas, abejas, moscas, etc.) supone la significativa restructuración de un ciclo de vida más básico a partir de insectos con metamorfosis incompleta (hemimetábolos como cucarachas, saltamontes, libélulas, etc.). Los insectos holometábolos han evolucionado además ciclos de vida más rápidos que el ciclo hemimetábolo (Truman & Riddiford 1999).

Las primeras hipótesis sobre el origen y la diversificación de la metamorfosis (Harvey 1651) sugerían que esta era la consecuencia de la escases de nutrientes en el interior del huevo. Los embriones eran forzados a salir antes de completar su desarrollo y en su estadio larval (larva) acumulaban los recursos necesarios para alcanzar el estadio pupal (pupa) considerándose en este caso a la pupa como un huevo perfecto. Los estudios anatómicos, morfológicos y embriológicos (Berlese 1913) revelaron cierta similitud entre formas larvarias y las transiciones morfológicas durante la embriogénesis de los insectos hemimetábolos y sirvieron para definir en el origen del *holometabolismo* un proceso de *desembrionización*. La larva sería un embrión de vida libre cuya eclosión prematura se debe a una reducción en la yema almacenada en el huevo. Dependiendo de lo prematura que sea la eclosión las larvas adquirirían formas diferenciadas. Siendo responsables de su propia alimentación los embriones de vida libre redujeron el estado de ninfa al estadio pupal.

Una hipótesis alternativa sostiene que la disparidad entre larva y adulto se amplió hasta tal punto que la etapa de pupa, equivalente a la tapa de larva, surgió *de novo*. Bajo esta hipótesis, la cantidad de yema no fue distinta entre hemimetábolos y holometábolos; siendo así mismo ciertas estructuras especializadas en las larvas, estructuras derivadas que no surgían de los apéndices embrionarios (Poyarkoff 1914; Hinton 1948; Hinton 1981; Gilbert *et al.* 1996).

En cualquier caso, dada una serie de similitudes entre procesos endocrinos y nerviosos entre las larvas de los insectos holometábolos y el estado proninfal en insectos hemimetábolos sugieren que las primeras podrían haber evolucionado a partir de las segundas (Truman & Riddiford 1999). Propongo que esta transición e innovación evolutiva y sinecológica ha sido producto de actividades CNF-3 desarrolladas en el origen de los clados metamórficos. Entre un 45% y 60% de todas las especies de insectos son holometábolos y constituyen un grupo monofilético lo que sugiere que la innovación de la metamorfosis en este grupo apareció una sola vez. Algunos modelos sugieren que aunque

la metamorfosis ha aparecido pocas veces en la historia evolutiva, una vez evolucionada es difícil de perderse; siendo su ocurrencia generalizada en el reino animal a pesar de sus pocos orígenes evolutivos (Ten Brink *et al.* 2019). Aquí se asume complementariamente que las comunidades biológicas han participado en el mantenimiento, estabilización evolutiva y variación de la metamorfosis. Mediante actividades de CNF-2 las comunidades pueden modificar la duración de la metamorfosis y como reacción ante situaciones limitantes pueden retrasar o adelantar algunos estadios. Las actividades de CNF-3, por su parte, insertan nuevos estadios de desarrollo, siendo este el caso de una construcción de nichos temporales en un sentido dramático estricto.

La Representación Sinecológica de la Teoría Evolutiva nos ha traído hasta aquí para afirmar que *aquello que ofrecen los holobiontes como “material sinecológico” para la construcción de nichos son: a) sus **funciones biológicas**, las cuales los simbioses pueden modificar reestructurando acuerdos simbióticos, y b) su **ciclo vital**, el cual los simbioses pueden modificar reestructurando acuerdos fenológicos.*

Mediante las interacciones constructivas fenológicas de los tipos 0, 1 y 2 el ciclo biológico de los holobiontes es construido parcialmente por medio de sincronizaciones que promueven el establecimiento de nuevos acuerdos simbióticos (como el caso de hábitos, epibiosis, foresis o parasitismos). No obstante, es mediante las ACNF-3 que los organismos pueden modificar ciclos biológicos de modo tan marcado que se “asimilen”<sup>147</sup> por el desarrollo postembrionario como un nuevo estadio metamórfico.

*El ecosistema (metaholobionte) “ofrece” sus paisajes sinecológicos para que en él las comunidades construyan sus nichos. Del mismo modo, el holobionte “ofrece” a las comunidades de organismos con los cuales este interactúa el paisaje de su ciclo vital para que en él aquellas construyan sus nichos fenológicos.* Si en el caso del ecosistema las dimensiones espaciales y temporales están definidas de modo fundamental por los flujos

---

<sup>147</sup> En analogía al proceso conocido como *asimilación genética* se introduce aquí el concepto de *asimilación postembrionaria*. La asimilación genética es un proceso adaptativo por el cual una respuesta fenotípica, desatada ante la inducción de un factor ambiental, llega a asimilarse por selección natural en el genotipo. Una vez el genotipo asimila la respuesta fenotípica, esta puede darse en independencia de la inducción ambiental. La *asimilación postembrionaria*, por su parte, hace referencia a una modificación fenotípica del ciclo vital que se desata en respuesta a una determinada relación simbiótica, pero que –asimilada por el genotipo– persiste como un nuevo estadio metamórfico en independencia de dicha inducción originaria. Puede especularse que la inducción simbiótica original actuaba mediante la inducción hormonal, la cual desataba cascadas de expresión en factores de transcripción que controlaban genes clave en el control del desarrollo de la forma.

de energía; las dimensiones espaciales y temporales en el caso del holobionte están definidas de modo fundamental por sus funciones biológicas y su ciclo vital.

*Así, mediante actividades de CNF-3, los simbioses construyen nichos temporales en el ciclo biológico de su holobionte. Mediante el metabolismo, comportamiento, fisiología o desarrollo, los simbioses modifican los ciclos de vida del holobionte construyendo en ellos momentos metamórficos-sinecológicos dramáticamente diferenciados. Como resultado de las actividades de CNF-3 los ciclos de vida se prolongan, aceleran o alteran en cuanto a la duración, orden y número de estadios en el desarrollo postembrionario del holobionte.*

*Estos procesos de construcción se desarrollan a escalas de tiempo sinecológicas, ontogenéticas y filogenéticas; siendo las consecuencias evolutivas de la construcción, amplificada por la holobiocenosis. El proceso es tan profundamente asimilado que los simbioses son capaces de construir el nicho que el holobionte metamórfico heredará durante sus estadios subsecuentes.*

## CONCLUSIONES

Quien haya visitado una pradera mediterránea o una selva tropical en buen estado de conservación, habrá experimentado un conjunto de sensaciones nada desagradables, y que inducen más bien una sensación de bienestar y orden. Si dirigiésemos nuestra atención al paisaje, por ejemplo, notaríamos, ya sea mediante el oído o algún instrumento adicional, una ejecución orquestada y unitaria que expresa la fenología del ecosistema.

Sin embargo, la belleza y el orden aparente de tal paisaje no responde a una armonía preestablecida. Esos acordes no tienen una partitura. Tales funciones no son la expresión fenotípica de un programa genético específico. En un sentido estricto, la ejecución de la fenología del sistema no es una adaptación pues su existencia no ha dependido de una reproducción diferencial, y tampoco de la selección adaptativa previa de cada una de sus partes. De ser así, tendría que suponerse que la función seleccionada en cada caso ya responde, con anterioridad, a la totalidad de la fenología desarrollada. El *auto*-ensamblaje, la reparabilidad y la producción de innovaciones en sistemas complejos, como son los sistemas sinecológicos, requieren de una explicación sustentada necesariamente en la iteración de ejecuciones simples de funciones recíprocas. Para tales sistemas una funcionalidad estrictamente mecanicista, o teleológica, es limitada; mientras que una funcionalidad procesal y sinecológica ofrece nuevas perspectivas.

La ejecución de la fenología del sistema obedece, según se ha dicho, a un concurso comunitario de funciones cuya coexistencia y realización depende, a su vez, de la persistencia diferencial de los procesos que de esa fenología concursan. El ritmo es, en este caso, la expresión de funciones recíprocas organizadas en el tiempo cuya ejecución se amplifica mediante construcción de nichos sinecológicos y procesos adaptativos. Estos problemas actuales, no resueltos, nos obligan a considerar aspectos simbióticos y fenológicos del ecosistema. El desempeño individual de los organismos en sus poblaciones sigue una pauta genética heredada; pero la concordancia en las funciones que vinculan a estas poblaciones de individuos en sus nichos acústicos, por ejemplo, no ha sido seleccionada del mismo modo. Los acuerdos comunitarios, es decir, las funciones sinecológicas (simbiología y fenología del sistema) se construyen constantemente y se ejecutan sobre la marcha de tal construcción biológica.

Ciertamente, un ecosistema, como una pradera mediterránea o una selva tropical, no refleja en su constitución la mejor existencia posible, pero sí, la mejor de las posibles coexistencias, puesto que los límites impuestos por el espacio y las condiciones materiales se expanden biológicamente mediante la construcción de nichos sinecológicos, facilitando así la creación de nuevos modos de coexistencia que conducen a la producción de nuevos recursos y a la aparición de nuevos nichos.

A lo largo de esta tesis doctoral, se han desarrollado cuatro propuestas fundamentales. En *primer lugar* hemos constatado que la fenología del ecosistema no está preestablecida, sino que se construye sinecológicamente día a día, estación tras estación y ciclo a ciclo de generación:

*La estructura total del sistema sinecológico se produce adaptativamente sobre el curso de su modificación biológica. Al renovar las rutas y los cronogramas de los acuerdos simbióticos, los organismos producen nuevas posibilidades de interacción que modifican profundamente el paisaje adaptativo.*

Por otra parte, se ha comprobado que la filosofía de la biología evolutiva está implicada en una filosofía de la ecología, siempre y cuando se adopte una perspectiva sinecológica. La Representación Sinecológica de la Teoría Evolutiva (RSTE) que se ha propuesto, aboca a una investigación construccional de los sistemas sinecológicos. Se han descrito y explicado, dentro de ciertos límites, las condiciones ecológicas, biológicamente construidas, que permiten el desarrollo de los procesos adaptativos en ecosistemas como praderas mediterráneas o selvas ecuatoriales:

*La evolución y la ecología, y sus características formas de causalidad, interactúan recíprocamente a nivel de sistemas sinecológicos (vid. Cap. 1).*

En *tercer lugar*, y contrariamente a la idea de que la coexistencia agota las dimensiones de los nichos adaptativos, se ha verificado que las dimensiones de los nichos sinecológicos “crecen” en condiciones de coexistencia, mediante actividades construccionales que amplían los acuerdos simbióticos y fenológicos actuales. La evolución se desarrolla sobre el dinamismo de la coexistencia sinecológica:

*La coexistencia simbióticamente recíproca y fenológicamente organizada –y no la exclusión competitiva– es la forma dinámica que estructura las comunidades biológicas y modifica los paisajes adaptativos (vid. Cap. 2).*

Finalmente, se puede formular y justificar la hipótesis central de esta tesis doctoral. Las comunidades de organismos contribuyen a la producción de ciclos geológicos, químicos y biológicos. En un amplio espectro de posibilidades los organismos crean y modifican la fenología del ecosistema produciendo ritmos de interacción. El tiempo sinecológico no existe en independencia de la actividad de los organismos. El tiempo sinecológico es una dimensión relacional que se manifiesta como la persistencia diferencial de los ciclos coexistentes. La vida, originalmente en estricta dependencia de los ciclos astronómicos, ha producido construccionalmente nuevos determinantes fenológicos al participar en el diseño de su paisaje temporal y no adaptarse a aquellos de manera pasiva.

*Se ha formulado la hipótesis de que los organismos, holobiontes y simbioses incrustados en su holobiocenosis, modifican el paisaje temporal de su ecosistema, construyendo nichos temporales, e incluso, nuevos ciclos biológicos (vid. Cap. 3).*

Cada una de estas conclusiones generales resulta útil y es aplicable a distintas agendas de investigación científica y filosófica. Los asuntos pendientes en las agendas de la biología evolutiva y la ecología pueden reinterpretarse desde la perspectiva sinecológica. Se ha buscado eliminar en la medida de lo posible los infructíferos debates que pretenden uniformar o hacer dicotómica la investigación de una realidad sinecológica, por sí misma dinámica y múltiple en cuanto a niveles de descripción y explicación.

Adoptando una perspectiva pragmática se ha propuesto y elegido entre modelos optativos. Algo que resulta natural en investigación científica se incorpora aquí como estrategia filosófica. La Representación Sinecológica de la Teoría Evolutiva (RSTE) es una herramienta, modelo y programa de investigación que permite enlazar, y poner a conversar de forma fructífera, las innovaciones conceptuales más relevantes de la biología de los siglos XX y XXI. La ecología de microorganismos, las simbiosis y teoría holobionte, la construcción y herencia de nichos, y la fenología, acusan, desde distintas perspectivas impulsadas por diferentes agendas de investigación, junto a sus consiguientes preguntas, rasgos universales en la evolución de la vida que confluyen con la evolución adaptativa para advertirnos que esta última no constituye el único carácter diagnóstico de la vida y su

evolución. Ambos modelos, el estándar y el sinecológico, coexisten, permitiendo una representación más completa de la realidad biológica.

Por último, cabría señalar que sin ser el objeto de la investigación, hay algunas implicaciones éticas de las ideas aquí desarrolladas acerca de la investigación biológica. Nuestro modo tradicional de comprender la evolución y actuar en relación con los ecosistemas tiene ciertas implicaciones normativas. Una de ellas, relaciona asunciones metafísicas sustancialistas, mecanicistas y teleológicas con el progreso de una ciencia centrada en la producción tecnológica de sistemas biológicos. La otra, relaciona asunciones antropocéntricas con cierta interpretación idealista, según la cual, el construccionismo de nichos se produce como la manifestación de ciertas virtudes y propiedades humanas expresadas en organismos no humanos que las instanciarían en sus ecosistemas. Por la primera vía se ha llegado a una “biotecnologización de la evolución”; por la segunda se ha pretendido una “culturización de la ecología”.

En el primer caso, la RSTE ha señalado que la evolución marcha sobre un paisaje sinecológico. El conocimiento que se desprende de modelos biológicos aislados, axénicos y modificados, es útil para adquirir innovaciones biotecnológicas puntuales, describir rutas específicas bioquímicas y genéticas, o producir sustancias y tratamientos con aplicaciones médicas. No obstante, estos modelos resultan, al mismo tiempo, limitados en el empeño de descubrir las causas más próximas en la evolución de la organización biológica. La satisfacción de declarar causas “puntuales” (causas lineales genéticas) en modelos mínimos que facilitan los réditos biotecnológicos no debe sustituir, sino compartir el escenario de nuestras motivaciones con la satisfacción de investigar causas “profundas” (causas recíprocas sinecológicas) en modelos complejos:

*Se ha planteado una perspectiva pluralista y pragmática que no obliga a elegir de manera absoluta entre uno u otro modelo o representación de la teoría evolutiva, sino que invita a mantener a disposición de cada investigación específica ambas herramientas evitando refutar o rechazar ninguno de estos modelos como punto de partida.*

En el segundo caso, la RSTE ha facilitado un giro naturalista, lejos de la interpretación idealista de las actividades construccionales. No se trataría tanto de culturizar en términos humanos las actividades sinecológicas de construcción de nichos, sino que, más bien, se podría quizás albergar la esperanza de “sinecologizar” la cultura humana como proceso

ecológico, construccional y adaptativo. Querría quizás cerrar estas conclusiones con algunas reflexiones al respecto, inevitablemente tentativas.

Por una parte, pese a que se admite casi inobjetablemente que los seres humanos construyen las condiciones de su propia evolución con cada vez mayor independencia de las presiones naturales de selección, se desconfía, en la misma medida, de que las actividades construccionales en organismos no humanos tengan un alcance evolutivo semejante. En este caso, la participación de los organismos en su propia evolución y en la de sus coexistentes, incluidos nosotros los humanos es devaluada y, sobreestimada en cambio, su adaptación pasiva. Convendría quizás restablecer un mayor equilibrio.

Por otra parte, puede aceptarse la relevancia causal de los procesos construccionales en la evolución de los organismos *no-* humanos, pero añadiendo a su sinecología una agencia, voluntad o inteligencia transcendental que se expresa ejemplarmente en la agencia, voluntad e inteligencia humana. En este caso, la participación de los organismos en su propia evolución y en la evolución de sus coexistentes es idealizada y naturalizadas, en cambio, las constricciones fisicoquímicas a las que estos se sobreponen en su perfeccionamiento.

Evitando cualquiera de estas dos opciones contrapuestas, se ha propuesto aquí que las actividades de construcción de nichos sinecológicos y los procesos adaptativos comprenden del mismo modo, y con las mismas consecuencias evolutivas, actividades humanas y no humanas. No se trata de una diferencia ontológica entre actividades construccionales y presiones de selección, siendo unas y otras, sendas y específicas para cada caso biológico (humano y *no-* humano). Tampoco se trata de una unidad transcendental de algo así como agencia, voluntad o inteligencia de lo viviente:

*Se trata de entender que los procesos construccionales, todos ellos, en relación con los procesos adaptativos, expresan aspectos de una realidad natural que ha quedado definida aquí como sinecológica.*

Al construir su presa el castor, su piscina de humus la lombriz de tierra, o al dejar en herencia a sus descendientes la ruta que la libélula viajera debe utilizar para cumplir el ciclo migratorio que recorrieron sus antecesores, estos holobiontes *no* hacen lo mismo que los humanos cuando, por ejemplo, construimos una central hidroeléctrica, sistemas de

distribución de agua potable o navegadores satelitales. Existen diferencias cualitativas que no permiten plantear la analogía de este modo sin que esta sea ridícula. Por el contrario he propuesto que al realizar estas actividades, los holobiontes humanos actuamos, al igual que castores, lombrices y libélulas, de modo sinecológico modificando con ellas la totalidad de los sistemas biológicos y desatando consecuencias evolutivas proporcionales al alcance de cada una de las actividades constructivas citadas.

Justificar la tesis de que evolución y ecología se encuentran íntimamente relacionadas a nivel de interacciones de distintos tipos de causalidad supone un paso firme dirigido, a mejorar nuestro entendimiento de la estructura evolutiva de la realidad biológica. Es posible, así mismo, que se abran nuevas expectativas en el estudio del desarrollo de la cultura, lo que podría, a su vez, quién sabe, orientar el desarrollo de nuestra ciencia y filosofía hacia formas más ‘sinecológicas’ del saber.

## GLOSARIO

**Agenda de preguntas.-** Una lista ordenada de preguntas, asuntos problemáticos o cuestiones abiertas que se elabora con arreglo a los objetivos de una investigación en determinado ámbito teórico.

**Andamiaje temporal.-** Estructura del paisaje temporal constituida por ciclos biogeoquímicos en la cual se expresan los ritmos biológicos.

**Andamiaje temporal mínimo Terrestre.-** La estructura del paisaje temporal del planeta Tierra tal y como puede imaginarse estaba constituido en ausencia de actividad biológica.

**Ancestros ecológicos.-** Todos los organismos que constituyen comunidades biológicas simbióticas cuyas actividades de construcción de nichos dejan en herencia ecológica contenidos materiales, semánticos, culturales o inducciones fenológicas.

**Cesura ontogenética / etológica.-** Cambio en el ritmo, pausa o terminación que modifica un ciclo biológico o una etología como consecuencia de las actividades constructivas de una comunidad de organismos en determinado holobionte.

**Cladogénesis.-** Proceso *macro-* evolutivo por el cual se originan nuevos clados.

**Coexistentes sincológicos.-** Todos los organismos que coexisten en el ecosistema por medio de procesos recíprocos coordinados, cooperativos y sincronizados.

**Comunidades de construcción.-** Comunidades simbióticamente recíprocas y fenológicamente sincronizadas que, en virtud de su organización sincológica, amplifican en todo el sistema las consecuencias evolutivas de las actividades constructivas.

**Construcción de Nichos Sincológicos (CNS).-** Modificación del paisaje simbiótico o del paisaje fenológico mediante la actividad de las comunidades de construcción.

**Cronoma.-** Estructura temporal que comprende el conjunto de interacciones rítmicas y acopladas en el que se expresan las funciones biológicas de un organismo. El vocablo es utilizado en la presente disertación como analogía al término *genoma* (material genético de un organismo).

**Descendientes ecológicos.-** Todos los organismos que heredan por canales no genéticos algún tipo de legado material, energético, semántico o cultural por parte de organismos que no coexisten o que coexisten de modo parcial con los organismos herederos.

**Ecoevolutivo.-** *vid.* Sincológico.

**Ecología newtoniana.-** Modo de representar la ecología como un programa de investigación en el que la estructura de las comunidades biológicas está completamente

determinada por las condiciones de competencia *intra-* e *inter-* específicas, siendo ante todo el espacio y el tiempo ecológicos una externalidad a la cual los organismos se adaptan pasivamente. Solo se mantiene este concepto para contraponerlo a la idea de que en los paisajes sinecológicos, ni el tiempo ni el espacio ecológicos preexisten a la actividad biológica construccional. Siendo tiempo y espacio dimensiones que se modifican en términos ecológicos mediante la actividad biológica.

***Erotético.***- Referente a las preguntas, asuntos problemáticos o cuestiones abiertas citadas en determinado ámbito teórico.

***Fenología.***- Estudio de las relaciones temporales que se establecen entre ciclos vitales, ciclos *bio-geo-* químicos y ciclos ambientales periódicos.

***Filogénesis.***- Proceso *macro-* evolutivo por el cual se originan los linajes y cuyo estudio se refiere a la historia evolutiva de un linaje en particular.

***Heterocronía.***- Modificaciones en el ritmo de los procesos ontogenéticos que dan lugar a transformaciones de la forma y tamaño de los organismos.

***Hipótesis de la Construcción de Nichos Temporales (HCNT).***- Hipótesis propuesta en la presente disertación según la cual las comunidades biológicas mediante una serie de actividades promueven o contrarrestan cambios en la estructura temporal de su ecosistema. Las actividades de construcción de nichos temporales modifican las presiones de selección que afectan y afectarán a la evolución de los elementos de la holobiocenosis.

***Holobiocenosis.***- Unidad sinecológica semejante al metaholobionte sinecológico que comprende a una comunidad de holobiontes y las comunidades de microorganismos que habitan en la interfaz del sistema.

***Holobionte.***- Unidad sinecológica que comprende a un organismo multicelular y las comunidades de microorganismos que habitan en este.

***Interactoma etológico / fenológico.***- Conjunto de interacciones etológicas o fenológicas entre organismos simbioses, hospedadores multicelulares y comunidades microbianas del entorno que se producen en una holobiocenosis particular. El vocablo es utilizado en la presente disertación como analogía al término *interactoma celular* (conjunto específico de interacciones moleculares o genéticas en una célula particular).

***Jerarquía sinecológica.***- La organización jerárquica de niveles comunitarios de un sistema sinecológico. El metaholobionte sinecológico comprende a una comunidad de holobiontes los cuales, a su vez, se encuentran en relación recíproca mediante comunidades de microorganismos que son la interfaz entre los elementos abióticos y la estructura sinecológica del sistema.

**Metacronoma.**- Estructura temporal que comprende el conjunto de interacciones rítmicas y acopladas en el que se expresan las funciones biológicas de una comunidad de organismos. El vocablo es utilizado en la presente disertación como analogía al término *metagenoma* (material genético total de una comunidad).

**Metaholobionte Sinecológico.**- Dentro de la jerarquía sinecológica, nivel de organización que comprende el anidamiento de procesos interdependientes, recíprocos y sincronizados, en virtud de los cuales, las comunidades de organismos holobiontes y las comunidades de microorganismos ambientales se configuran como un *sistema ecológico-evolutivo* (sinecológico).

**Nicho adaptativo / poblacional.**- Conjunto de presiones de selección que determinan y modifican el rol ecológico de una población de organismos.

**Nicho temporal.**- En un sentido sinecológico el nicho temporal coincide con el nicho fenológico y puede considerarse como una relación fenológica que sirve de pauta temporal para el desarrollo de los procesos anidados en el metaholobionte sinecológico. Un nicho temporal es, por ejemplo, la coincidencia simbiótica y sincrónica entre los ciclos ontogenéticos y cronogramas etológicos de un insecto polívoro y los de la planta que le ofrece recursos florales. En este caso, el nicho temporal coincide con la fenología de la polinización para ambas especies, pero como sabemos, este nicho temporal no ha sido construido solamente por esos dos socios evolutivos, sino por toda la holobiocenosis.

**Organificación.**- El proceso por el cual los elementos del entorno se concentran de forma activa en el interior del organismo. Siendo asimilados metabólicamente, los elementos químicos del entorno se convierten en elementos constitutivos de las funciones biológicas.

**Paisaje Adaptativo.**- Representación conjunta y espacial de las relaciones entre genotipo/fenotipo y el éxito reproductivo de los organismos.

**Paisaje Ecológico-Evolutivo.**- La estructura dinámica de la interacción entre el paisaje adaptativo y el paisaje sinecológico.

**Paisaje Sinecológico.**- Representación conjunta y espacial de las relaciones simbióticas y fenológicas de una comunidad biológica.

**Plasticidad fenológica.**- Propiedad de la holobiocenosis en virtud de la cual los organismos, ante la inducción de distintos ritmos ecológicos de interacción simbiótica, pueden producir más de una fenología.

**Plasticidad fenotípica.**- Propiedad de un genotipo en virtud de la cual los organismos, ante diferentes condiciones ambientales, producen más de un fenotipo.

**Principio de exclusión competitiva.-** Principio ecológico y evolutivo por el cual las poblaciones de organismos que ocupan un mismo nicho no pueden coexistir, pues uno de ellos terminará por excluir al otro de su nicho. De modo que los competidores absolutos no pueden ocupar el mismo nicho.

**Rasgo morfogenético.-** Se utiliza aquí en varios sentidos. En *primer lugar* como unidad o medida de la evolución adaptativa, es decir, como rasgo adaptativo discreto. En *segundo lugar* se utiliza como unidad biológica homóloga, esto es, como una unidad que nos permite establecer criterios de semejanza biológicos fundamentados en filogenias. En *tercer lugar* el término *rasgo morfogenético* se utiliza aquí para definir un carácter que no es ni un proceso ni una relación simbiótica o fenológica. Son rasgos morfogenéticos los alelos, los caracteres morfológicos o cualquier entidad homologable.

**Relaciones simbiótico-fenológicas.-** Aquellos eventos o procesos que se expresan en la estructura sinecológica y que expresan la reciprocidad y la sincronización de las relaciones ecológicas.

**Ritmos biológicos.-** Eventos periódicos de interacción biológica que pueden definirse atendiendo a distintos contextos y escalas de tiempo.

**Simbiogénesis.-** Origen sinecológico de las relaciones de interdependencia funcional.

**Simbiología.-** Estudio de las relaciones recíprocas de interacción biológica que configuran el sistema sinecológico.

**Sinecogénesis.-** Proceso ecoevolutivo por el cual se constituyen las comunidades biológicas simbióticas u holobiocenosis. La sinecogénesis puede definirse como una biología del desarrollo de las comunidades biológicas dado que estas se construyen y mantienen gracias a la actividad recíproca de cada uno de sus simbioses.

**Sinecológico.-** Relativo a la sinecología. Tal y como aquí es utilizado este vocablo, hace referencia al estudio tanto ecológico como evolutivo de las comunidades biológicas, por lo que *sinecológico* se utiliza aquí como sinónimo de *eco-evolutivo*.

**Inducción fenológica.-** Es un modo de herencia ecológica no definida en términos genéticos ni de transmisión de unidades materiales; sino en términos de comunicación entre ciclos biológicos, lo cuales, se *auto-* organizan para coexistir acopladamente de modo simbiótico y sincrónico.

**Novedades sinecológicas.-** Todas aquellas relaciones sinecológicas emergentes que ocurren como consecuencia de la interacción simbiótica y fenológica en la holobiocenosis. En última instancia, las novedades sinecológicas pueden definirse como la producción

biológica de relaciones simbióticas o como la producción biológica de nichos temporales como *cronomas*, *metacronomas* y *nichos fenológicos*.

***Segregación fenológica.***- Segregación temporal de las poblaciones coexistentes como producto de la construcción de nichos temporales y la adaptación diferencial de las poblaciones a los nichos temporales.

## BIBLIOGRAFÍA

- Aaby, B. H., & Ramsey, G. (2020). Three Kinds of Niche Construction. *The British Journal for the Philosophy of Science*.
- Abo El-lil, A.H. (2003). Preliminary ecological survey of microflora inhabitant different types of Hydrophytes in fresh water systems at Middle Egypt Belt with reference to physiochemical parameters and phytochemistry. *Pak. J. Biol. Sci.* 6: 610–614.
- Aguirre, J. D., Blows, M. W., & Marshall, D. J. (2014). The genetic covariance between life cycle stages separated by metamorphosis. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1788), 20141091.
- Ahouse, J. C. (1998). The tragedy of a priori selectionism: Dennett and Gould on adaptationism. *Biology and Philosophy*, 13(3), 359-391.
- Aiello, A. (1985). Sloth hair: unanswered questions, In: G.G. Montgomery (ed.) *The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths and Vermilinguas*. Smithsonian Books, Washington, DC, pp. 213–218
- Aitken, Y. (1974). *Flowering time, climate and genotype*. Vic., Melbourne University Press.
- Åkesson, S., Ilieva, M., & Bianco, G. (2021). Flexibility and Control of Circadian Activity, Migratory Restlessness and Fueling in Two Songbird Migrants. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9, 216.
- Alberch, P. (1982). Developmental constraints in evolutionary processes. In *Evolution and development* (pp. 313-332). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Alexander, R. D., & Moore, T. E. (1962). The evolutionary relationships of 17-year and 13-year cicadas, and three new species (Homoptera, Cicadidae, Magicicada).
- Allen, G. R. (1990). Influence of host behavior and host size on the success of oviposition of *Cotesia urabae* and *Dolichogenidea eucalypti* (Hymenoptera: Braconidae). *Journal of Insect Behavior*, 3(6), 733-749.
- Alvarez, F., Campos, E., Høeg, J. T., & O'Brien, J. (2001). Distribution and prevalence records of two parasitic barnacles (Crustacea: Cirripedia: Rhizocephala) from the west coast of North America. *Bulletin of marine science*, 68(2), 233-241.
- Amaral-Zettler, L. A., Zettler, E. R., & Mincer, T. J. (2020). Ecology of the plastisphere. *Nature Reviews Microbiology*, 1-13.
- Amasya, A., & Narisawa, K. (2021). Relationships Between Soil Mesofauna, Ectomycorrhizal Fungi, and Sclerotia in Forest Soils. *Sclerotia Grains in Soils: A New Perspective from Pedosclerotiology*, 35.
- Anaya, C., & Bolek, M. G. (2021). Is there life after parasitism? Survival, longevity, and oogenesis in *Acheta domesticus* (Orthoptera: Gryllidae) infected with the hairworm, *Paragordius varius* (Phylum: Nematomorpha). *Parasitology Research*, 1-10.
- Andersen, S. B., Boye, M., Nash, D. R., & Boomsma, J. J. (2012). Dynamic Wolbachia prevalence in *Acromyrmex* leaf-cutting ants: potential for a nutritional symbiosis. *Journal of evolutionary biology*, 25(7), 1340-1350.
- Anderson, R. M., & May, R. M. (1982). Coevolution of hosts and parasites. *Parasitology*, 85(Pt 2), 411-426.
- Andrewartha, H. G. (1952). Diapause in relation to the ecology of insects. *Biological Reviews*, 27(1), 50-107.
- Arakaki, N., Wakamura, S., Yasuda, T., & Yamagishi, K. (1997). Two regional strains of a phoretic egg parasitoid, *Telenomus euproctidis* (Hymenoptera: Scelionidae), that use different sex pheromones of two allopatric tussock moth species as kairomones. *Journal of Chemical Ecology*, 23(1), 153-161.
- Arakawa, H. (1955). Twelve centuries of blooming dates of the cherry blossoms at the city of Kyoto and its own vicinity. *Geofis Pura e Appl* 30:147–150
- Arakawa, H. (1956). Climate change as revealed by the blooming dates of the cherry blossoms at Kyoto. *J Meteorol* 13:599–600
- Archetti, E. (2015). Three kinds of constructionism: the role of metaphor in the debate over niche constructionism. *Biological Theory*, 10(2), 103-115.
- Aristóteles. (1987). *Acerca de la generación y la corrupción*. *Tratados breves de historia natural*. Madrid: Editorial Gredos. ISBN 84-249-1242-9.
- Aristóteles. (1998). *A cerca de la memoria y la reminiscencia*, Gredos, Madrid.
- Assis, J. M., Abreu, F., Villela, H., Barno, A., Valle, R. F., Vieira, R., ... & Peixoto, R. S. (2020). Delivering Beneficial Microorganisms for Corals: Rotifers as Carriers of Probiotic Bacteria. *Frontiers in Microbiology*, 11, 3243.
- Athias-Binche, F. (1993). From phoresy to parasitism: the example of mites and nematodes. *Res. Rev. Parasitol.*, 53, 73-79.
- Athias-Binche, F. (1995). Phenotypic plasticity, polymorphisms in variable environments and some evolutionary consequences in phoretic mites (Acarina): A review. *Écologie*, 26(4), 225.
- Attia, J. (2004). Behavioural rhythms of land snails in the field. *Biological Rhythm Research*, 35(1-2), 35-41.
- Augsburger, C. K., & Kitajima, K. (1992). Experimental studies of seedling recruitment from contrasting seed distributions. *Ecology*, 73(4), 1270-1284.

- Awramik S. (1992). The History and Significance of Stromatolites. *Early Organic Evolution.*, 435-449.
- Ayala, F. J. (1969) 'Experimental invalidation of the principle of competitive exclusion', *Nature*, 224: 1076-1107.
- Aylward, F. O., Suen, G., Biedermann, P. H., Adams, A. S., Scott, J. J., Malfatti, S. A., ... & Currie, C. R. (2014). Convergent bacterial microbiotas in the fungal agricultural systems of insects. *MBio*, 5(6).
- Badyaev, A. V., & Uller, T. (2009). Parental effects in ecology and evolution: mechanisms, processes and implications. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1520), 1169-1177.
- Bailly, F., & Longo, G. (2011). *Mathematics and the natural sciences: the physical singularity of life (Vol. 7)*. World Scientific.
- Bailly, F., Longo, G., & Montevil, M. (2011). A 2-dimensional geometry for biological time. *Progress in Biophysics and Molecular Biology*, 106(3), 474-484.
- Bajerlein, D., & Bloszyk, J. (2004). Phoresy of *Uropoda orbicularis* (Acari: Mesostigmata) by beetles (Coleoptera) associated with cattle dung in Poland. *European Journal of Entomology*, 101(1), 185-188.
- Bajerlein, D., Witaliński, W., & Adamski, Z. (2013). Morphological diversity of pedicels in phoretic deutonymphs of Uropodina mites (Acari: Mesostigmata). *Arthropod structure & development*, 42(3), 185-196.
- Baldo, L., Riera, J. L., Tooming-Klunderud, A., Albà, M. M., & Salzburger, W. (2015). Gut microbiota dynamics during dietary shift in eastern African cichlid fishes. *PloS one*, 10(5), e0127462.
- Balée, W. (2006). The research program of historical ecology. *Annu. Rev. Anthropol.*, 35, 75-98.
- Bambach, R. (2001). Do Communities Evolve?. *Palaeobiology II*, 2, 437.
- Baptiste, E., & Papale, F. (2021). Modeling the evolution of interconnected processes: It is the song and the singers: Tracking units of selection with interaction networks. *BioEssays*, 43(1), 2000077.
- Bardgett, R. D., & Wardle, D. A. (2010). *Aboveground-belowground linkages: biotic interactions, ecosystem processes, and global change*. Oxford University Press.
- Barnosky, A. D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G. O., Swartz, B., Quental, T. B., ... & Mersey, B. (2011). Has the Earth's sixth mass extinction already arrived?. *Nature*, 471(7336), 51-57.
- Barribeau, S. M., & Schmid-Hempel, P. (2013). Qualitatively different immune response of the bumblebee host, *Bombus terrestris*, to infection by different genotypes of the trypanosome gut parasite, *Crithidia bombi*. *Infection, Genetics and Evolution*, 20, 249-256.
- Bartlow, A. W., & Agosta, S. J. (2021). Phoresy in animals: review and synthesis of a common but understudied mode of dispersal. *Biological Reviews*, 96(1), 223-246.
- Bartomeus, I., Saavedra, S., Rohr, R. P., & Godoy, O. (2021). Experimental evidence of the importance of multitrophic structure for species persistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(12).
- Barton, N., & Partridge, L. (2000). Limits to natural selection. *BioEssays*, 22(12), 1075-1084.
- Bas, A. A., Christiansen, F., Öztürk, B., Öztürk, A. A., Erdoğan, M. A., & Watson, L. J. (2017). Marine vessels alter the behaviour of bottlenose dolphins *Tursiops truncatus* in the Istanbul Strait, Turkey. *Endangered Species Research*, 34, 1-14.
- Bateson, G., (2000). *Steps to an Ecology of Mind*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Bateson, P., & Laland, K. N. (2013). Tinbergen's four questions: an appreciation and an update. *Trends in ecology & evolution*, 28(12), 712-718.
- Baum, J. A., & Singh, J. V. (1994). Organization-environment coevolution. *Evolutionary dynamics of organizations*, 379, 402.
- Bazzaz F. A. (1991). Habitat selection in plants. *American Naturalist* 137: S116–S130.
- Behura, B. K. (1956). The Relationships of the Tyroglyphoid Mite, *Histiostoma Polypori* (Oud.) with the Earwig, *Forficula Auricularia* Linn. *Journal of the New York Entomological Society*, 64, 85-94.
- Beladjal, L., Dierckens, K., & Mertens, J. (2007). Dispersal of fairy shrimp *Chirocephalus diaphanus* (Branchiopoda: Anostraca) by the trout (*Salmo trutta*). *Journal of Crustacean Biology*, 27(1), 71-73.
- Beldade, P., & Monteiro, A. (2021). Eco-evo-devo advances with butterfly eyespots. *Current Opinion in Genetics & Development*, 69, 6-13.
- Berg, G., Grube, M., Schloter, M., & Smalla, K. (2014). Unraveling the plant microbiome: looking back and future perspectives. *Frontiers in microbiology*, 5, 148.
- Berg, G., Krechel, A., Ditz, M., Sikora, R. A., Ulrich, A., and Hallmann, J. (2005). Endophytic and ectophytic potato-associated bacterial communities differ in structure and antagonistic function against plant pathogenic fungi. *FEMS Microbiol. Ecol.* 51, 215–229. doi: 10.1016/j.femsec.2004.08.006
- Berg, G., Rybakova, D., Grube, M., & Köberl, M. (2016). The plant microbiome explored: implications for experimental botany. *Journal of Experimental Botany*, 67(4), 995-1002.
- Bergson, H. (1907). *L'évolution créatrice*, paris. Librairie Félix alcan.
- Bergson, H. (1934). *La pensée et le mouvement*. Paris: PUF.
- Bergson, H. (2018). *Historia de la idea del tiempo*. Paidós.
- Berlese, A. (1913). *Intorno alle metamorfosi degli insetti*. Redia, 9(2), 9.

- Bernays, E. A. (1971). The vermiform larva of *Schistocerca gregaria* (Forskål): form and activity (Insecta, Orthoptera). *Zeitschrift für Morphologie der Tiere*, 70(2), 183-200.
- Berryman, S., & McCune, B. (2006). Estimating epiphytic macrolichen biomass from topography, stand structure and lichen community data. *Journal of Vegetation Science*, 17(2), 157-170.
- Bertolani, R. (2001). Evolution of the reproductive mechanisms in tardigrades—a review. *Zoologischer Anzeiger—A Journal of Comparative Zoology*, 240(3-4), 247-252.
- Bewley, J. D. (1997). Seed germination and dormancy. *The plant cell*, 9(7), 1055
- Blaxter, M. L. (2003). Nematoda: genes, genomes and the evolution of parasitism. *Adv Parasitol*, 54, 101-195.
- Bletz, M. C., Archer, H., Harris, R. N., McKenzie, V. J., Rabemananjara, F. C., Rakotoarison, A., & Vences, M. (2017). Host ecology rather than host phylogeny drives amphibian skin microbial community structure in the biodiversity hotspot of Madagascar. *Frontiers in microbiology*, 8, 1530.
- Bohlen, P. J., Groffman, P. M., Fahey, T. J., Fisk, M. C., Suárez, E., Pelletier, D. M., & Fahey, R. T. (2004). Ecosystem consequences of exotic earthworm invasion of north temperate forests. *Ecosystems*, 7(1), 1-12.
- Bonnedahl, J., Drobni, M., Gauthier-Clerc, M., Hernandez, J., Granholm, S., Kayser, Y., ... & Olsen, B. (2009). Dissemination of *Escherichia coli* with CTX-M type ESBL between humans and yellow-legged gulls in the south of France. *PloS one*, 4(6), e5958.
- Bonner, J. T. (1958). The relation of spore formation to recombination. *The American Naturalist*, 92(865), 193-200.
- Bonner, J. T. (1965). *Size and cycle: An essay on the structure of biology*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Bonner, J. T. (1979). The biological basis of culture. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 123(4), 219-221.
- Bonner, J. T., & Adams, M. S. (1958). Cell mixtures of different species and strains of cellular slime moulds. *Development*, 6(2), 346-356.
- Bordenstein, S. R., & Theis, K. R. (2015). Host biology in light of the microbiome: ten principles of holobionts and hologenomes. *PLoS Biol*, 13(8), e1002226.
- Borges, R. M. (2017). Co-niche construction between hosts and symbionts: ideas and evidence. *Journal of Genetics*, 96(3), 483-489.
- Bortolameolli Paolo. 2018 ¿Por qué nos emociona la música? Charlas TED en español. [https://www.ted.com/talks/paolo\\_bortolameolli\\_por\\_que\\_nos\\_emociona\\_la\\_musica/up-next](https://www.ted.com/talks/paolo_bortolameolli_por_que_nos_emociona_la_musica/up-next)
- Bosch, T. C. & McFall-Ngai, M. (2011). Metaorganisms as the new frontier. *Zoology* 114, 185–190.
- Bosch, T. C. G., & Miller D. J. (2016). *The Holobiont Imperative: Perspectives from Early Emerging Animals*. Springer-Verlag Wien
- Bosch, T. C., & Miller, D. J. (2016). The holobiont imperative. *Vienna: Springer*, doi, 10, 978-3.
- Bost, A., Martinson, V. G., Franzenburg, S., Adair, K. L., Albasi, A., Wells, M. T., & Douglas, A. E. (2018). Functional variation in the gut microbiome of wild *Drosophila* populations. *Molecular ecology*, 27(13), 2834-2845.
- Bostwick, K. S., & Prum, R. O. (2005). Courting bird sings with stridulating wing feathers. *Science*, 309(5735), 736-736.
- Bostwick, K. S., Riccio, M. L., & Humphries, J. M. (2012). Massive, solidified bone in the wing of a volant courting bird. *Biology Letters*, 8(5), 760-763.
- Bouche. M. B. (1977). *Strategie lombriciennes. Soil Organisms as Components of Ecosystems. Ecological Bulletins.—Stockholm, Sweden*, 122-132.
- Boucher D. H. (1985). *The biology of mutualism: ecology and evolution*. London: Croom Helm
- Boucher, D. H. (1985). 'The idea of mutualism, past and future', in D. H. Boucher (Ed.), *The Biology of Mutualism: Ecology and Evolution*, pp. 1-28. London: Croom Helm Ltd.
- Boucher, D. H. (1998). Newtonian ecology and beyond. *Science as Culture*, 7(4), 493-517.
- Boucot, A. J. (2013). *Evolutionary paleobiology of behavior and coevolution*. Elsevier.
- Boyd, R. (2018). *A different kind of animal: How culture transformed our species*. NJ: Princeton University Press.
- Boyd, R. & Richerson, P. (1985). *Culture and the evolutionary process*. USA: University of Chicago Press.
- Boyd, R. & Silk, J. (2009). *How humans evolved*. USA: Norton & Company
- Bradshaw, A. D. (2006). Unravelling phenotypic plasticity—why should we bother?. *New Phytologist*, 170(4), 644-648.
- Brakefield, P. M., French, V., & Zwaan, B. J. (2003). Development and the genetics of evolutionary change within insect species. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34(1), 633-660.
- Braun, E. L. (1956). The development of association and climax concepts: their use in interpretation of the deciduous forest. *American Journal of Botany*, 43(10), 906-911.
- Bravo, J. A., Forsythe, P., Chew, M. V., Escaravage, E., Savignac, H. M., Dinan, T. G., ... & Cryan, J. F. (2011). Ingestion of *Lactobacillus* strain regulates emotional behavior and central GABA receptor expression in a mouse via the vagus nerve. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(38), 16050-16055.
- Bredon, M. (2019). *Caractérisation de l'holobionte des isopodes par des approches omiques: exemple du processus de dégradation de la lignocellulose (Doctoral dissertation, Université de Poitiers)*.

- Bredon, M., Depuydt, E., Brisson, L., Moulin, L., Charles, C., Haenn, S., ... & Bouchon, D. (2021). Effects of Dysbiosis and Dietary Manipulation on the Digestive Microbiota of a Detritivorous Arthropod. *Microorganisms*, 9(1), 148.
- Brigandt, I., & Griffiths, P. E. (2007). The importance of homology for biology and philosophy. *Biology & Philosophy*, 22(5), 633-641.
- Briggs, C. J., & Latto, J. (1996). The window of vulnerability and its effect on relative parasitoid abundance. *Ecological Entomology*, 21(2), 128-140.
- Bright, M., & Bulgheresi, S. (2010). A complex journey: transmission of microbial symbionts. *Nature Reviews Microbiology*, 8(3), 218-230.
- Brock, T. D. (1966). *Principles of microbial ecology*.
- Brooks, A. W., Kohl, K. D., Brucker, R. M., van Opstal, E. J., & Bordenstein, S. R. (2016). Phylosymbiosis: relationships and functional effects of microbial communities across host evolutionary history. *PLoS biology*, 14(11), e2000225.
- Brown Jr, F. A. (1976). Biological clocks: endogenous cycles synchronized by subtle geophysical rhythms. *Biosystems*, 8(2), 67-81.
- Brown, B., deLaplante, K., & Peacock, K. A. (2011). Philosophy of ecology today. In *Philosophy of Ecology* (pp. 3-22). North-Holland.
- Brown, J. H. (1995). *Macroecology*. University of Chicago Press.
- Brown, J. H., Gillooly, J. F., Allen, A. P., Savage, V. M., & West, G. B. (2004). Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85(7), 1771-1789.
- Brown, W. L., & Wilson, E. O. (1956). Character displacement. *Systematic zoology*, 5(2), 49-64.
- Bruce, T. J., Wadhams, L. J., & Woodcock, C. M. (2005). Insect host location: a volatile situation. *Trends in plant science*, 10(6), 269-274.
- Brucker, R. M., & Bordenstein, S. R. (2013). The hologenomic basis of speciation: gut bacteria cause hybrid lethality in the genus *Nasonia*. *Science*, 341(6146), 667-669.
- Brugerolle, G., & Radek, R. (2006). Symbiotic protozoa of termites. In *Intestinal microorganisms of termites and other invertebrates* (pp. 243-269). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Brune, A., & Dietrich, C. (2015). The gut microbiota of termites: digesting the diversity in the light of ecology and evolution. *Annual review of microbiology*, 69, 145-166.
- Brunner, F. S., Schmid-Hempel, P., & Barribeau, S. M. (2013). Immune gene expression in *Bombus terrestris*: signatures of infection despite strong variation among populations, colonies, and sister workers. *PLoS one*, 8(7), e68181.
- Brunner, F. S., Schmid-Hempel, P., & Barribeau, S. M. (2014). Protein-poor diet reduces host-specific immune gene expression in *Bombus terrestris*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1786), 20140128.
- Bruno, A., Sandionigi, A., Rizzi, E., Bernasconi, M., Vicario, S., Galimberti, A., ... & Casiraghi, M. (2017). Exploring the under-investigated "microbial dark matter" of drinking water treatment plants. *Scientific reports*, 7(1), 1-7.
- Budachetri, K., Williams, J., Mukherjee, N., Sellers, M., Moore, F., & Karim, S. (2017). The microbiome of neotropical ticks parasitizing on passerine migratory birds. *Ticks and tick-borne diseases*, 8(1), 170-173.
- Budachetri, K., Williams, J., Mukherjee, N., Sellers, M., Moore, F., & Karim, S. (2017). The microbiome of neotropical ticks parasitizing on passerine migratory birds. *Ticks and tick-borne diseases*, 8(1), 170-173.
- Buhl, J., Sumpter, D. J., Couzin, I. D., Hale, J. J., Despland, E., Miller, E. R., & Simpson, S. J. (2006). From disorder to order in marching locusts. *Science*, 312(5778), 1402-1406.
- Bulgarelli, D., Schlaeppli, K., Spaepen, S., Van Themaat, E. V. L., & Schulze-Lefert, P. (2013). Structure and functions of the bacterial microbiota of plants. *Annual review of plant biology*, 64, 807-838.
- Bulmer, M. G. (1977). Periodical insects. *The American Naturalist*, 111(982), 1099-1117.
- Burtseva, O., Kublanovskaya, A., Baulina, O., Fedorenko, T., Lobakova, E., & Chekanov, K. (2020). The strains of bioluminescent bacteria isolated from the White Sea finfishes: Genera *Photobacterium*, *Allivibrio*, *Vibrio*, *Shewanella*, and first luminous *Kosakonia*. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 111895.
- Butterfield, N. J. (2000). *Bangiomorpha pubescens* n. gen., n. sp.: implications for the evolution of sex, multicellularity, and the Mesoproterozoic/Neoproterozoic radiation of eukaryotes. *Paleobiology* 26.3: 386-404.
- Byzov, B. A. (2006). Intestinal microbiota of millipedes. In *Intestinal microorganisms of termites and other invertebrates* (pp. 89-114). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Calvo, P. (2016). The philosophy of plant neurobiology: a manifesto. *Synthese*, 193(5), 1323-1343.
- Calvo, P., Raja, V., & Lee, D. N. (2017b). Guidance of circumnutation of climbing bean stems: An ecological exploration. *BioRxiv*, 122358.
- Calvo, P., Sahi, V. P., & Trewavas, A. (2017a). Are plants sentient?. *Plant, Cell & Environment*, 40(11), 2858-2869.

- Canestrari, D., Bolopo, D., Turlings, T. C., Röder, G., Marcos, J. M., & Baglione, V. (2014). From parasitism to mutualism: unexpected interactions between a cuckoo and its host. *Science*, 343(6177), 1350-1
- Capowiez, Y., Sammartino, S., & Michel, E. (2014). Burrow systems of endogeic earthworms: Effects of earthworm abundance and consequences for soil water infiltration. *Pedobiologia*, 57(4-6), 303-309.
- Cardoso, G. C. (2014). Nesting and acoustic ecology, but not phylogeny, influence passerine urban tolerance. *Global change biology*, 20(3), 803-810.
- Carpenter, F. M. (1992). *Treatise on Invertebrate Paleontology: Arthropoda. Superclass Hexapoda/by FM Carpenter (Vol. 4)*. Geological Society of America.
- Carrel, A. (1931). The new cytology. *Science*, 73(1928), 292-298.
- Carson, R. (2002). *Silent spring*. Houghton Mifflin Harcourt.
- Cartwright, N., (1999). *The Dappled World: A Study of the Boundaries of Science*, Cambridge: Cambridge University Press.
- Carvalho G. A., Barros A. C., Moutinho P., Depstad D. (2001). Sensitive development could protect Amazonia instead of destroying it. *Nature* 409:131
- Castro, I. C. B. (2021). *Transiciones evolutivas: el caso de las sociedades de insectos (Vol. 21)*. CopIt ArXives.
- Cerqueda-García, D., & Falcón, L. I. (2016). La construcción del nicho y el concepto de holobionte, hacia la reestructuración de un paradigma. *Revista mexicana de biodiversidad*, 87(1), 239-241.
- Chandrasekharan, S. & Nersessian, N. J. (2011). "Building cognition: The construction of external representations for discovery". In *Proceedings of the 33rd Annual Conference of the Cognitive Science Society*, Edited by: Carlson, L., ölscher, C. H and Shipley, T. 267–272. Austin, TX: Cognitive Science Society.
- Chase, J. M., & Leibold, M. A. (2003). *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press.
- Chave, J. (2004). Neutral theory and community ecology. *Ecology letters*, 7(3), 241-253.
- Chen, C., Song, X., Wei, W., Zhong, H., Dai, J., Lan, Z., ... & Jia, H. (2017). The microbiota continuum along the female reproductive tract and its relation to uterine-related diseases. *Nat Commun* 8: 875.
- Chesson, P. (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual review of Ecology and Systematics*, 31(1), 343-366. Chicago.
- Chiu, L., & Gilbert, S. F. (2015). The birth of the holobiont: multi-species birthing through mutual scaffolding and niche construction. *Biosemiotics*, 8(2), 191-210.
- Choe, D., Kim, S. C., Palsson, B. O., & Cho, B. K. (2020). Construction of Minimal Genomes and Synthetic Cells. In *Minimal Cells: Design, Construction, Biotechnological Applications* (pp. 45-67). Springer, Cham.
- Clarke G., Grenham S., Scully P., et al. (2013). The microbiome-gut-brain axis during early life regulates the hippocampal serotonergic system in a sex-dependent manner. *Mol Psychiatry*, 18: 666–673
- Clarke, D. J., & Eberl, L. (2006). Interactions between bacteria and nematodes. *Intestinal Microorganisms of Termites and Other Invertebrates*, 55-64.
- Clift, A. D., & Larsson, S. F. (1987). Phoretic dispersal of *Brennandania lambi* (Kczal)(Acari: Tarsonemida: Pygmephoridae) by mushroom flies (Diptera: Sciaridae and Phoridae) in New South Wales, Australia. *Experimental & applied acarology*, 3(1), 11-20.
- Clift, A. D., & Toffolon, R. B. (1981). Insects and mites associated with mushroom cultivation on three commercial farms near Sydney, NSW, Australia. In *Proceedings of the Eleventh International Scientific Congress on the Cultivation of Edible Fungi, Australia, 1981/edited by NG Nair, AD Clift*. Sydney:[sn], 1981..
- Collier, J., & Cumming, G. (2011). A dynamical approach to ecosystem identity. In *Philosophy of ecology* (pp. 201-218). North-Holland.
- Colombo, B. M., Scalvenzi, T., Benlamara, S., & Pollet, N. (2015). Microbiota and mucosal immunity in amphibians. *Frontiers in immunology*, 6, 111.
- Colwell, R. K., & Rangel, T. F. (2009). Hutchinson's duality: the once and future niche. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(Supplement 2), 19651-19658.
- Conradt, L., & List, C. (2009). Group decisions in humans and animals: a survey. *Philosophical transactions of The Royal Society B: biological sciences*, 364(1518), 719-742.
- Cooke, E. F. (2020). Pragmatism and Ontological Pluralism: Peirce, Cartwright, and Dupré. *the pluralist*, 15(3), 56-81.
- Cooley, J. R., C. Simon, and D. C. Marshall. 2003. Temporal separation and speciation in periodical cicadas. *Bioscience* 53:151–157.
- Cooley, J. R., C. Simon, D. C. Marshall, K. Slon, and C. Ehrhardt. (2001). Allochronic speciation, secondary contact, and reproductive character displacement in periodical cicadas (Homoptera: Cicadidae: *Magicicada* spp.): genetic, morphological, and behavioural evidence. *Mol. Ecol.* 10:661–671.
- Corinne, V., Bastien, C., Emmanuelle, J., & Heidy, S. (2021). Trees and Insects Have Microbiomes: Consequences for Forest Health and Management. *Current Forestry Reports*, 1-16.
- Cornelissen, G., Grambsch, P., Sothorn, R. B., Katinas, G., Otsuka, K., & Halberg, F. (2011). Congruent biospheric and solar-terrestrial cycles. *Journal of Applied Biomedicine*, 9(2), 63-102.

- Cornélissen, G., Halberg, F., Schwartzkopff, O., Delmore, P., Katinas, G., Hunter, D., ... & Otsuka, K. (1999). Chromosomes, time structures, for chronobioengineering for a full life. *Biomedical Instrumentation & Technology*, 33(2), 152-187.
- Cowles, H. C. (1901). The physiographic ecology of Chicago and vicinity; a study of the origin, development, and classification of plant societies (concluded). *Botanical Gazette*, 31(3), 145-182.
- Craven, D., Thakur, M. P., Cameron, E. K., Frelich, L. E., Beauséjour, R., Blair, R. B., ... & Eisenhauer, N. (2017). The unseen invaders: introduced earthworms as drivers of change in plant communities in North American forests (a meta-analysis). *Global Change Biology*, 23(3), 1065-1074.
- Craw, R. C., & Weston, P. (1984). Panbiogeography: a progressive research program?. *Systematic Biology*, 33(1), 1-13.
- Crawley, M. J. (1997). Plant-herbivore dynamics. *Plant ecology*, 401-474.
- Crick, F. H. C. 1988 . What mad pursuit: A personal view of scientific discovery. New York: Basic Books
- Crook, M. (2014). The dauer hypothesis and the evolution of parasitism: 20 years on and still going strong. *International journal for parasitology*, 44(1), 1-8.
- Cui, J., Chen, H., Sun, M., & Wen, J. (2020). Comparison of bacterial community structure and function under different petroleum hydrocarbon degradation conditions. *Bioprocess and Biosystems Engineering*, 43(2), 303-313.
- D'Aloia, M. A., Bailey, T. A., Samour, J. H., Naldo, J., & Howlett, J. C. (1996). Bacterial flora of captive houbara (*Chlamydotis undulata*), kori (*Ardeotis kori*) and rufous-crested (*Eupodotis ruficrista*) bustards. *Avian Pathology*, 25(3), 459-468.
- Dahl, F. (1908). Grundsätze und Grundbegriffe der biocönotischen Forschung. *Zoologischer Anzeiger*, 33, 349-353
- Dallas, T. & Cornelius, E. Co-extinction in a host-parasite network: identifying key hosts for network stability. *Sci. Rep.* 5, 13185, <https://doi.org/10.1038/srep13185> (2015).
- Danilevsky, A. S., Goryshin, N. I., & Tyshchenko, V. P. (1970). Biological rhythms in terrestrial arthropods. *Annual review of entomology*, 15(1), 201-244.
- Danks, H. V. (1992). Long life cycles in insects. *The Canadian Entomologist*, 124(1), 167-187.
- Danks, H. V. (Ed.). (1994). *Insect life-cycle polymorphism: theory, evolution and ecological consequences for seasonality and diapause control* (Vol. 52). Springer Science & Business Media.
- Darwin, C. (1859). *The origin of species by means of natural selection, or the preservation of favored races in the struggle for life*. London: John Murray.
- Davidson. E. (2001). *Genomic regulatory systems: development and evolution*. Academic Press, San Diego
- Davis Jr, G. E., & Lowell, W. E. (2006). Solar cycles and their relationship to human disease and adaptability. *Medical hypotheses*, 67(3), 447-461.
- Davis, P. K., Ho, A., & Dowdy, S. F. (2001). Biological methods for cell-cycle synchronization of mammalian cells. *Biotechniques*, 30(6), 1322-1331.
- Davison, A. (2020). Biological Mutualism: A Scientific Survey. *Theology and Science*, 1-21.
- Dawkins, R. (1982). *The Extended Phenotype: The Long Reach of the Gene*, Oxford: Oxford University Press.
- Dawkins, R. (2004). 'Extended Phenotype—But Not Too Extended: A Reply to Laland, Turner, and Jablonka', *Biology and Physiology*, 1, pp. 377–96.
- Dawkins, R. (1986). *The blind watchmaker*, Norton, New York.
- Dawkins, R., & Krebs, J. R. (1979). Arms races between and within species. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences*, 205(1161), 489-511.
- Day, T, Bonduriansky R. (2011). A unified approach to the evolutionary consequences of genetic and nongenetic inheritance. *Am Nat* 178: E18–E36
- Day, R. L., Laland, K. N. & Odling-Smee, F. J. (2003). Rethinking adaptation: the niche-construction perspective. *Perspectives in Biology and Medicine*, 46, 80–95.
- De Bary, A. (1879). *Die erscheinung der symbiose: Vortrag gehalten auf der versammlung deutscher naturforscher und aerzte zu cassel*. Trübner.
- De Kort, H., Vander Mijnsbrugge, K., Vandepitte, K., Mergeay, J., Ovaskainen, O., & Honnay, O. (2016). Evolution, plasticity and evolving plasticity of phenology in the tree species *Alnus glutinosa*. *Journal of evolutionary biology*, 29(2), 253-264.
- Del-Claro, K., & Dirzo, R. (2021). Impacts of Anthropocene defaunation on plant-animal interactions. In *Plant-animal interactions* (pp. 333-345). Springer, Cham.
- de la Torre Cerro, R., & Holloway, P. (2021). A review of the methods for studying biotic interactions in phenological analyses. *Methods in Ecology and Evolution*, 12(2), 227-244.
- De Vries, H. (1904). *Species and Varieties, Their Origin by Mutation: Lectures Delivered at the University of California*. Open court publishing Company.
- Débarre, F. (2021). Datos de: Refinando las condiciones para la especiación ecológica simpátrica.

- deBrouwer J. F. C., Bjelic S., de Deckere E. M. G. T., Stal L. J. (2000). Interplay Between biology and sedimentology in a mudflat (Biezelingse Ham, Westerschelde, The Netherlands). *Cont Shelf Res* 20:1159–1177
- Denegri, G. M. (2008). Fundamentación epistemológica de la parasitología. EUDEM.
- Denlinger, D. L. (2002). Regulation of diapause. *Annual review of entomology*, 47(1), 93-122.
- Dennett, D. C. (1995). *Darwin's dangerous idea: evolution and the meanings of life*, Simon & Schuster, New York.
- Devereaux, A. (2020). *Synecological systems theory: an alternative foundation for economic inquiry* (Doctoral dissertation, George Mason University).
- Devi, G. (2021). Insect Defense System and Immunosuppression Strategies of Entomopathogenic Nematodes-An Overview. *International Journal of Environment, Agriculture and Biotechnology*, 6, 3.
- Dewar, M. L., Arnould, J. P., Krause, L., Dann, P., & Smith, S. C. (2014). Interspecific variations in the faecal microbiota of Procellariiform seabirds. *FEMS microbiology ecology*, 89(1), 47-55.
- Di Stilio, V. S., & Ickert-Bond, S. M. (2021). Ephedra as a gymnosperm evo-devo model lineage. *Evolution & Development*, e12370.
- 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*, 279(1740), 2913-2921.
- DiFrisco, J. (2017). Time scales and levels of organization. *Erkenntnis*, 82(4), 795-818.
- DiFrisco, J. (2019). Homology and homoplasy of life cycle traits. In Fusco, G. (Ed.), *Perspectives on evolutionary and developmental biology: Essays for Allesandro Minelli* (pp. 71–82). Padova: Padova University Press.
- Dillard, A. (1974). *Pilgrim at tinker creek*. New York: Harper Magazine Press.
- Dillon, R. J., & Dillon, V. M. (2004). The gut bacteria of insects: nonpathogenic interactions. *Annual Reviews in Entomology*, 49(1), 71-92.
- Dobzhansky, Ayala, Stebbins (1993) *Evolution*, Val. OMEGA
- Dobzhansky, T. (1959). *Evolution, genetics, and man*. USA: Wiley.
- Dobzhansky, T. (1970). *Genetics of the Evolutionary Process*. New York: Columbia Univ. Press. 505 pp.
- Dobzhansky, T. & Montagu, A. (1962). Natural selection and the mental capacities of mankind, en A. Montagu (ed.), *Culture and the evolution of man* (pp. 148-154). NY: Oxford University Press.
- Dodd, M. S., Papineau, D., Grenne, T., Slack, J. F., Rittner, M., Pirajno, F., ... & Little, C. T. (2017). Evidence for early life in Earth's oldest hydrothermal vent precipitates. *Nature*, 543(7643), 60-64.
- Donohue, K. (2003). Setting the stage: plasticity as habitat selection. *International Journal of Plant Sciences* 164: S79–S92.
- Donohue, K. (1998). Maternal determinants of seed dispersal in *Cakile edentula*: fruit, plant, and site traits. *Ecology*, 79(8), 2771-2788.
- Donohue, K. (2005). Niche construction through phenological plasticity: life history dynamics and ecological consequences. *New Phytologist*, 166(1), 83-92.
- Donohue, K. (2014). Why ontogeny matters during adaptation: Developmental niche construction and pleiotropy across the life cycle in *Arabidopsis thaliana*. *Evolution*, 68(1), 32-47.
- Doolittle, W. F., & Inkpen, S. A. (2018). Processes and patterns of interaction as units of selection: An introduction to ITSNTS thinking. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(16), 4006-4014.
- dos Reis, C. R. M., & Araújo, L. A. L. (2020). Extended Evolutionary Synthesis: Neither Synthesis Nor Extension. *Biological Theory*, 15(2), 57-60.
- Dos Santos, V. M., Müller, M., & De Vos, W. M. (2010). Systems biology of the gut: the interplay of food, microbiota and host at the mucosal interface. *Current opinion in biotechnology*, 21(4), 539-550.
- Douglas, A. E. (2010). *The symbiotic habit*. Princeton University Press.
- Dowe, P. (1992). An empiricist defence of the causal account of explanation. *International Studies in the Philosophy of Science*, 6(2), 123-128.
- Drake, H. L., Schramm, A., & Horn, M. A. (2006). Earthworm gut microbial biomes: their importance to soil microorganisms, denitrification, and the terrestrial production of the greenhouse gas N<sub>2</sub>O. In *Intestinal microorganisms of termites and other invertebrates* (pp. 65-87). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Du Rietz, G. E. (1921). *Zur methodologischen Grundlage der Modernen Pflanzensoziologie*. (Diss.) Uppsala.
- Dugatkin, L. A. (1997). *Cooperation among Animals: An Evolutionary Perspective*, Oxford: Oxford University Press.
- Dupré, J. (1993). *The disorder of things: Metaphysical foundations of the disunity of science*. Harvard University Press.
- Dupré, J. (2012). *Processes of life: Essays in the philosophy of biology*. Oxford University Press.
- Dupré, J. (2016). Realism, Pluralism and Naturalism in Biology. *Rethinking Order: After the Laws of Nature*, 99
- Dupré, J. (2017). The metaphysics of evolution. *Interface focus*, 7(5), 20160148.
- Dupré, J., & Nicholson, D. J. (2018). *Everything flows: Towards a processual philosophy*. Oxford: Oxford University Press.
- Dupré, J., & O'Malley, M. A. (2009). *Varieties of living things: life at the intersection of lineage and metabolism*.

- Duputié, A., Rutschmann, A., Ronce, O. & Chuine, I. (2015). La plasticidad fenológica no ayudará a todas las especies a adaptarse al cambio climático. *Biología del cambio global*, 21 (8), 3062-3073.
- Durham, W. H. (1991). *Coevolution: Genes, culture, and human diversity*. Stanford University Press.
- Easton RM. geologic time scale. In: *Geochemistry* [Internet]. Dordrecht: Springer Netherlands; 1998 [cited 2019 Apr 23]. p. 295–8.
- Ebert, D. (2013). The epidemiology and evolution of symbionts with mixed-mode transmission. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 44, 623-643.
- Eckert, E. M., Anicic, N., & Fontaneto, D. (2021). Freshwater zooplankton microbiome composition is highly flexible and strongly influenced by the environment. *Molecular Ecology*, 30(6), 1545-1558.
- Egerton FN (1977) Ecological studies and observations before 1900. In: Press A, Egerton FN (eds). *History of American ecology: an original anthology*. Arno Press, New York, pp. 311–351
- Eggleton, P., & Gaston, K. J. (1990). "Parasitoid" species and assemblages: Convenient definitions or misleading compromises? *Oikos*, 417-421.
- Ehrlich, P. R. and Roughgarden, J. (1987). *The Science of Ecology*, New York: Macmillan.
- Ehrlich, P. R., & Raven, P. H. (1964). Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution*, 586-608.
- Eisenhauer, N., Butenschoen, O., Radsick, S., & Scheu, S. (2010). Earthworms as seedling predators: importance of seeds and seedlings for earthworm nutrition. *Soil Biology and Biochemistry*, 42(8), 1245-1252.
- Eisner, T., and J. Meinwald (eds). (1995). *Chemical Ecology: The Chemistry of Biotic Interaction*, National Academy Press 214 pp. Eisner, T 2000. *Chromatic Fantasy: Leaves in the Midst of Change*. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, MA.
- Elhady, A., Topalović, O., & Heuer, H. (2021). Plants Specifically Modulate the Microbiome of Root-Lesion Nematodes in the Rhizosphere, Affecting Their Fitness. *Microorganisms*, 9(4), 679.
- Elman, J. L., Bates, E. A., Johnson, M. H., Karmiloff-Smith, A., Plunkett, K., & Parisi, D. (1996). *Rethinking innateness: A connectionist perspective on development* (Vol. 10). MIT press.
- Elton, C. (1927). *Animal ecology, 1927*. Sidgwick and Jackson, London, 10.
- Elton, C. S. (1924). Periodic fluctuations in the numbers of animals: their causes and effects. *Journal of Experimental Biology*, 2(1), 119-163.
- Emerson, B. C., & Kolm, N. (2005). Species diversity can drive speciation. *Nature*, 434(7036), 1015-1017.
- Emmeche, C., Køppe, S., & Stjernfelt, F. (2000). Levels, emergence, and three versions of downward causation. *Downward causation. Minds, bodies and matter*, 13-34.
- Erwin, S. (1944). *What is life? The physical aspect of the living cell*. Cambridge (niem.: Was ist Leben).
- Evans, A. S., & Cabin, R. J. (1995). Can dormancy affect the evolution of post-germination traits? The case of *Lesquerella fendleri*. *Ecology*, 76(2), 344-356.
- Ewing, H. A., Tuininga, A. R., Groffman, P. M., Weathers, K. C., Fahey, T. J., Fisk, M. C., ... & Suarez, E. (2015). Earthworms reduce biotic 15-Nitrogen retention in northern hardwood forests. *Ecosystems*, 18(2), 328-342.
- Ezenwa, V. O., Gerardo, N. M., Inouye, D. W., Medina, M. & Xavier, J. B. Animal behavior and the microbiome. *Science* 338, 198–199 (2012).
- Falkowski, P. G., (1997) Evolution of the nitrogen cycle and its influence on the biological sequestration of CO<sub>2</sub> in the ocean. *Nature* 387:272–275
- Falkowski, P. G., (2011). The biological and geological contingencies for the rise of oxygen on Earth. *Photosynthesis Research*, 107,
- Farish, D. J., & Axtell, R. C. (1971). Phoresy redefined and examined in *Macrocheles muscaedomesticae* (Acarina: Macrochelidae). *Acarologia*, 13(1), 16-29.
- Fath, B. D., (2007). Network mutualism: positive community-level relations in ecosystems. *Ecological modelling*, 208(1), 56-67.
- Fath, B. D., Jørgensen, S. E., Patten, B. C., & Straškraba, M. (2004). Ecosystem growth and development. *Biosystems*, 77(1-3), 213-228.
- Fellowes, M. D. E., & Godfray, H. C. J. (2000). The evolutionary ecology of resistance to parasitoids by *Drosophila*. *Heredity*, 84(1), 1-8.
- Fernández, L., Langa, S., Martín, V., Maldonado, A., Jiménez, E., Martín, R., & Rodríguez, J. M. (2013). The human milk microbiota: origin and potential roles in health and disease. *Pharmacological research*, 69(1), 1-10.
- Ferréol, R., Mandonnet, J. 2017, Klein surface, MathCurve.com. Available online: <https://www.mathcurve.com/surfaces.gb/klein/klein.shtml> (accessed on 3 March 2020).
- Fester, Rene, and Lynn Margulis, eds. *Symbiosis as a source of evolutionary innovation: Speciation and morphogenesis*. MIT Press, 1991.
- Firn, R. (2004). Plant intelligence: an alternative point of view. *Annals of Botany*, 93(4), 345-3
- Forrister, D. L., Endara, M. J., Younkin, G. C., Coley, P. D., & Kursar, T. A. (2019). Herbivores as drivers of negative density dependence in tropical forest saplings. *Science*, 363(6432), 1213-1216.
- Fortelius, M., Myrdal, P., & Zliobaite, I. The best of all possible coexistence. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, 1-7.

- Frank, B., (1889). Ueber die Pilzsymbiose der Leguminosen. *Berichte der Deutschen Chemischen Gesellschaft*, 7, pp. 332-346.
- Frank, B., 1894. Die bedeutung der mykorrhizapilze für die gemeine Kiefer. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 16: 185-190.
- Frank, B., 2005. On the nutritional dependence of certain trees on root symbiosis with belowground fungi (an English translation of AB Frank's classic paper of 1885). *Mycorrhiza* 15: 267-275.
- Frank, S. A., (1997). Models of symbiosis. *The American Naturalist*, 150(S1), S80-s99.
- Fredensborg, B. L., Fosdal í Kálvalíð, I., Johannesen, T. B., Stensvold, C. R., Nielsen, H. V., & Kapel, C. M. (2020). Parasites modulate the gut-microbiome in insects: a proof-of-concept study. *PLoS One*, 15(1), e0227561.
- Friedmann, H. C., (2004). From butyribacterium to *E. coli*: an essay on unity in biochemistry. *Perspectives in biology and medicine*, 47(1), 47-66.
- Frigg, R., & Hartmann, S., (2006). Scientific models.
- Fukasawa, Y., Ando, Y., & Song, Z. (2017). Comparison of fungal communities associated with spruce seedling roots and bryophyte carpets on logs in an old-growth subalpine coniferous forest in Japan. *Fungal Ecology*, 30, 122-131.
- Fusco, G., (2019). Evo-devo beyond development: The evolution of life cycles. In Fusco, G. (Ed.), *Perspectives on evolutionary and developmental biology: Essays for Alessandro Minelli* (pp. 311–318). Padova: Padova University Press.
- Galloway, L. F., (2002). The effect of maternal phenology on offspring characters in the herbaceous plant *Campanula americana*. *Journal of Ecology*, 90(5), 851-858.
- Galloway, L. F., (2005). Maternal effects provide phenotypic adaptation to local environmental conditions. *New phytologist*, 166(1), 93-100.
- Gams, H., (1918). *Prinzipienfragen der Vegetationsforschung: Ein Beitrag zur Begriffsklärung und Methodik der Biocoenologie*. na.
- Gárate-Lizárraga, I. & Muñetón-Gómez, M., (2009) Primer registro de la diatomea epibionte *Pseudohimantidium pacificum* y de otras asociaciones simbióticas en el Golfo de California. *Acta Bot. Mexicana* 88: 31–45 (in Spanish)
- Garbary, D. J., G. Bourque, T. B. Herman, and J. A. McNeil. 2007. Epizoic algae from freshwater turtles in Nova Scotia. *Journal of Freshwater Ecology* 22: 677-685.
- Gatti, R. C., (2016). The fractal nature of the latitudinal biodiversity gradient. *Biologia*, 71(6), 669-672.
- Gatti, R. C., Fath, B., Hordijk, W., Kauffman, S., & Ulanowicz, R. (2018). Niche emergence as an autocatalytic process in the evolution of ecosystems. *Journal of theoretical biology*, 454, 110-117.
- Gatti, R. C., Hordijk, W., & Kauffman, S. (2017). Biodiversity is autocatalytic. *Ecological modelling*, 346, 70-76.
- Gatti, R. C., Koppl, R., Fath, B. D., Kauffman, S., Hordijk, W., & Ulanowicz, R. E. (2020). On the emergence of ecological and economic niches. *Journal of Bioeconomics*, 1-29.
- Gause, G. F., (1934). Experimental analysis of Vito Volterra's mathematical theory of the struggle for existence. *Science*, 79(2036), 16-17.
- Gaynor, K. M., Hojnowski, C. E., Carter, N. H., & Brashares, J. S. (2018). The influence of human disturbance on wildlife nocturnality. *Science*, 360(6394), 1232-1235.
- Gentles, T. (1958). An Observation of the Domestication of Aphids by Ants. *Blue Jay*, 16(4)
- Georgiades, K., & Raoult, D. (2012). How microbiology helps define the rhizome of life. *Frontiers in cellular and infection microbiology*, 2, 60.
- Ghernaout, D., & Elboughdiri, N. (2020). Antibiotics Resistance in Water Mediums: Background, Facts, and Trends. *Applied Engineering*, 4(1), 1.
- Gilbert, G. S., (2002). Evolutionary ecology of plant diseases in natural ecosystems. *Annual review of phytopathology*, 40(1), 13-43.
- Gilbert, J. J., & Schröder, T. (2004). Rotifers from diapausing, fertilized eggs: unique features and emergence. *Limnology and Oceanography*, 49(4part2), 1341-1354.
- Gilbert, L. I., Tata, J. R., & Atkinson, B. G. (1996). *Metamorphosis: postembryonic reprogramming of gene expression in amphibian and insect cells*. Academic Press.
- Gilbert, S. F., (2014). A holobiont birth narrative: the epigenetic transmission of the human microbiome. *Frontiers in genetics*, 5, 282.
- Gilbert, S. F., (2016). Developmental plasticity and developmental symbiosis: the return of Eco-Devo. *Current topics in developmental biology*, 116, 415-433.
- Gilbert, S. F., (2019). Evolutionary transitions revisited: Holobiont evo-devo. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 332(8), 307-314
- Gilbert, S. F., (2020). Developmental symbiosis facilitates the multiple origins of herbivory. *Evolution & development*, 22(1-2), 154-164.

- Gilbert, S. F., & Tauber, A. I., (2016). Rethinking individuality: the dialectics of the holobiont. *Biology & Philosophy*, 31(6), 839-853.
- Gilbert, S. F., Bosch, T. C., & Ledón-Rettig, C., (2015). Eco-Evo-Devo: developmental symbiosis and developmental plasticity as evolutionary agents. *Nature Reviews Genetics*, 16(10), 611-622.
- Gilbert, S. F., Sapp, J., & Tauber, A. I., (2012). A symbiotic view of life: we have never been individuals. *The Quarterly review of biology*, 87(4), 325-341.
- Gillies, D., (2019). "Commentary on Kate E. Lynch, Emily C. Parke, and Maureen A. O'Malley: 'How Causal Are Microbiomes? A Comparison with the Helicobacter pylori Explanation of Ulcers'", *Biology & Philosophy*, 34(6): art. 56. doi:10.1007/s10539-019-9707-x
- Gish, M., & Inbar, M., (2018). Standing on the shoulders of giants: young aphids piggyback on adults when searching for a host plant. *Frontiers in zoology*, 15(1), 1-9.
- Glazier, D. S., (2010). A unifying explanation for diverse metabolic scaling in animals and plants. *Biological Reviews*, 85(1), 111-138.
- Glazier, D. S., (2015). Is metabolic rate a universal 'pacemaker' for biological processes? *Biological Reviews*, 90(2), 377-407.
- Gleason, H. A., (1936). Is the synusia an association? *Ecology*, 17(3), 444-451.
- Glenner, H., & Hebsgaard, M. B., (2006). Phylogeny and evolution of life history strategies of the parasitic barnacles (Crustacea, Cirripedia, Rhizocephala). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 41(3), 528-538.
- Glenner, H., Thomsen, P. F., Rybakov, A. V., Galil, B. S., & Hoeg, J. T., (2008). The phylogeny of rhizocephalan parasites of the genus *Heterosaccus* using molecular and larval data (Cirripedia: Rhizocephala; Sacculinidae). *Israel Journal of Ecology & Evolution*, 54(2), 223-238.
- Godfray, H. C. J., (2000). Host resistance, parasitoid virulence, and population dynamics. *Parasitoid population biology*. Princeton University Press. Princeton, 121-138.
- Godfray, H. C. J., & Godfray, H. C. J., (1994). *Parasitoids: behavioral and evolutionary ecology* (Vol. 67). Princeton University Press.
- Godfray, H. C. J., Hassell, M. P., & Holt, R. D., (1994). The population dynamic consequences of phenological asynchrony between parasitoids and their hosts. *Journal of Animal Ecology*, 1-10.
- Godfrey-Smith, P., (1996). *Complexity and the Function of Mind in Nature*. Cambridge University Press.
- Godfrey-Smith, P., (2009). *Darwinian populations and natural selection*. Oxford University Press.
- Godfrey-Smith, P., (2011). The evolution of the individual. Lakatos Award Lecture, LSE, June.
- Goffman, E., (1976). *Relations in public*. Harper Collins, New York.
- González Recio J. C., (1990). Elementos dinámicos de la teoría celular. *Revista de filosofía (Madrid)*, 3(4), 83-109.
- Gordon, D. M., (2020). Movement, Encounter Rate, and Collective Behavior in Ant Colonies. *Annals of the Entomological Society of America*.
- Gould, S. J., (1987). *La flecha del tiempo: mitos y metáforas en el descubrimiento del tiempo geológico* (Vol. 736). Alianza Editorial. 1992.
- Gould, S. J., (1994). "The Evolution of Life on the Earth", *Scientific American*, 271: 84-91.
- Gould, S. J., (2002). *The structure of evolutionary theory*. Harvard University Press.
- Gradstein, S. R., & Equihua, C., (1995). An epizoic bryophyte and algae growing on the lizard *Corythophanes cristatus* in Mexican rain forest. *Biotropica*, 265-268.
- Graham, R. W., & Lundelius, E. L., (1984). Coevolutionary disequilibrium and Pleistocene extinctions. *Unknown Journal*, 223-249.
- Grant, P. R., (2005). The priming of periodical cicada life cycles. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(4), 169-174.
- Greene, M. J., & Gordon, D. M., (2003). Cuticular hydrocarbons inform task decisions. *Nature*, 423(6935), 32-32.
- Gressitt, J. L., & Sedlacek, J., (1967). Papuan weevil genus *Gymnopholus*: Supplement and further studies in epizoic symbiosis. *Pacific Insects*, 9(3), 481-500.
- Gressitt, J. L., Sedlacek, J., & Szent-Ivany, J. J. H., (1965). Flora and fauna on backs of large Papuan moss-forest weevils. *Science*, 150(3705), 1833-1835.
- Griesemer, J. R., (1992). Niche: historical perspectives. *Keywords in evolutionary biology*, 231-240.
- Griffiths P. E., (2005). Review of niche construction. *Biol Philos* 20:11-20
- Griffiths, P. E., & Gray, R. D., (1994). Developmental systems and evolutionary explanation. *The Journal of philosophy*, 91(6), 277-304.
- Griffiths, P., & Stotz, K., (2013). *Genetics and philosophy: An introduction*. New York: Cambridge University Press.
- Grinnell, J., (1917). The niche-relationships of the California thrasher. *Auk* 34:427-433.
- Grinnell, J., & Swarth, H. S., (1913). *An account of the birds and mammals of the San Jacinto area of southern California with remarks upon the behavior of geographic races on the margins of their habitats* (Vol. 10). University of California Press.

- Groussin, M., Mazel, F., Sanders, J. G., Smillie, C. S., Lavergne, S., Thuiller, W., & Alm, E. J., (2017). Unraveling the processes shaping mammalian gut microbiomes over evolutionary time. *Nature Communications*, 8(1), 1-12.
- Gruner, D. S., Gotelli, N. J., Price, J. P., & Cowie, R. H., (2008). Does species richness drive speciation? A reassessment with the Hawaiian biota. *Ecography*, 31(2), 279-285.
- Guidetti, R., Altiero, T., & Rebecchi, L., (2011). On dormancy strategies in tardigrades. *Journal of Insect Physiology*, 57(5), 567-576.
- Gupta, M., Prasad, N. G., Dey, S., Joshi, A., & Vidya, T. N. C., (2017). Niche construction in evolutionary theory: the construction of an academic niche? *Journal of genetics*, 96(3), 491-504.
- Gyllström, M., & Hansson, L. A., (2004). Dormancy in freshwater zooplankton: induction, termination and the importance of benthic-pelagic coupling. *Aquatic Sciences*, 66(3), 274-295.
- Haag, K. L., (2018). Holobionts and their hologenomes: Evolution with mixed modes of inheritance. *Genetics and molecular biology*, (AHEAD), 0-0.
- Hacquard, S., Garrido-Oter, R., González, A., Spaepen, S., Ackermann, G., Lebeis, S., ... & Schulze-Lefert, P., (2015). Microbiota and host nutrition across plant and animal kingdoms. *Cell host & microbe*, 17(5), 603-616.
- Hadfield, M. G., (2021). Developmental Symbiosis: A Sponge Larva Needs Symbiotic Bacteria to Succeed on the Benthos. *Current Biology*, 31(2), R88-R90.
- Haig D., (2007). 'Weismann Rules! OK? Epigenetics and the Lamarckian Temptation', *Biology and Philosophy*, 2, pp. 415-28.
- Haigh, J., & Smith, J. M., (1972). Can there be more predators than prey? *Theoretical Population Biology*, 3(3), 290-299.
- Hailman, J. P., & Ficken, M. S., (1986). Combinatorial animal communication with computable syntax: Chick-a-dee calling qualifies as "language" by structural linguistics. *Animal Behaviour*.
- Hakim, R. S., Baldwin, K., & Smagghe, G., (2010). Regulation of midgut growth, development, and metamorphosis. *Annual review of entomology*, 55, 593-608.
- Halberg, F. E., Cornélissen, G., Otsuka, K., Schwartzkopff, O., Halberg, J., & Bakken, E. E., (2000). Chronomics. *Biomedicine & Pharmacotherapy*, 55, s153-s190.
- Halberg, F., Haus, E., & Cornélissen, G., (1995). 19 From Biologic Rhythms to Chronomes Relevant for Nutrition.
- Haldane J. B. S., (1967). El tiempo en la biología. *Suplementos III/6*. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Haldane, J. B. S., (1949). *What is Life? London: The Layman's View of Nature*.
- Haldane, J. B. S., (1965). "El tiempo en la biología", *El Mundo Científico*, Vol.9(4). 11-30
- Haldane, J. S., (1917). *Organism and Environment, as Illustrated by the Physiology of Breathing*. New Haven: Yale University Press.
- Hale, C. M., Frelich, L. E., & Reich, P. B., (2005). Exotic European earthworm invasion dynamics in northern hardwood forests of Minnesota, USA. *Ecological Applications*, 15(3), 848-860.
- Haloin, J. R., & Strauss, S. Y., (2008). Interplay between ecological communities and evolution: review of feedbacks from microevolutionary to macroevolutionary scales. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1133(1), 87-125.
- Hammer, T. J., De Clerck-Floate, R., Tooker, J. F., Price, P. W., Miller, D. G., & Connor, E. F., (2021). Are bacterial symbionts associated with gall induction in insects? *Arthropod-Plant Interactions*, 15(1), 1-12.
- Hammer, T. J., Janzen, D. H., Hallwachs, W., Jaffe, S. P., & Fierer, N., (2017). Caterpillars lack a resident gut microbiome. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(36), 9641-9646.
- Handelsman, J., Robinson, C. J., & Raffa, K. F., (2005). *Microbial communities in lepidopteran guts: from models to metagenomics. The influence of cooperative bacteria on animal host biology*. Cambridge University Press, New York, 143-168.
- Hanski, I., & Singer, M. C., (2001). Extinction-colonization dynamics and host-plant choice in butterfly metapopulations. *The American Naturalist*, 158(4), 341-353.
- Hanson, N. R., (1958). *Patterns of discovery*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Harbison, C. W., Jacobsen, M. V., & Clayton, D. H., (2009). A hitchhiker's guide to parasite transmission: The phoretic behaviour of feather lice. *International Journal for Parasitology*, 39(5), 569-575.
- Hardin, G., (1968). The Tragedy of the Commons. *Science*, 162, 1243-1248.
- Harlin, M. M., (1980) Seagrass epiphytes, In: R.C. Phillips and C.P. McRoy (eds.) *Handbook of Seagrass Biology: An Ecosystem Perspective*. Garland STMP Press, New York, pp. 117-131.
- Harper, J. L., (1977). *Population biology of plants*. Population biology of plants.
- Harries-Jones, P., (1995). *A recursive vision: Ecological understanding and Gregory Bateson*. University of Toronto Press.
- Hartnoll, R. G., (1967). The effects of sacculinid parasites on two Jamaican crabs. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 46(310), 275-295.

- Hasegawa, M., Fitch, W. M., Gogarten, J. P., Olendzenski, L., Hilario, E., Simon, C., ... & Little, E., (1996). Dating the cenacester of organisms. *Science*, 274(5293), 1750-1753.
- Hayes, D. P., (2010). Influenza pandemics, solar activity cycles, and vitamin D. *Medical hypotheses*, 74(5), 831-834.
- Hedlund, B. P., Dodsworth, J. A., Murugapiran, S. K., Rinke, C., & Woyke, T. (2014). Impact of single-cell genomics and metagenomics on the emerging view of extremophile “microbial dark matter”. *Extremophiles*, 18(5), 865-875.
- Heijtz, R. D., Wang, S., Anuar, F., Qian, Y., Björkholm, B., Samuelsson, A., ... & Pettersson, S. (2011). Normal gut microbiota modulates brain development and behavior. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(7), 3047-3052.
- Helfrich-Förster, C., (2018). Sleep in insects. *Annual review of entomology*, 63, 69-86.
- Hendrix, P. F., & Bohlen, P. J., (2002). Exotic earthworm invasions in North America: ecological and policy implications: expanding global commerce may be increasing the likelihood of exotic earthworm invasions, which could have negative implications for soil processes, other animal and plant species, and importation of certain pathogens. *Bioscience*, 52(9), 801-811.
- Herron, P. M., Gage, D. J., Arango Pinedo, C., Haider, Z. K., and Cardon, Z. G., (2013). Better to light a candle than curse the darkness: illuminating spatial localization and temporal dynamics of rapid microbial growth in the rhizosphere. *Front. Plant Sci.* 4:323. doi: 10.3389/fpls.2013.00323
- Hilbert, D., & Cohn-Vossen, S., (1999). *Geometry and the Imagination* (No. 87). American Mathematical Soc.
- Hilborn R., Stearns S. C., (1982) On inference in ecology and evolutionary biology: the problem of multiple causes. *Acta Biotheor* 31:145–164
- Hinton, H. E., (1948). On the origin and function of the pupal stage. *Transactions of the Royal entomological Society of London*, 99(12), 395-409.
- Hinton, H. E., (1981). *Biology of insect eggs*. Volume I, Volume II, Volume III. Pergammon Press.
- Hitch, A. T., & Leberg, P. L., (2007). Breeding distributions of North American bird species moving north as a result of climate change. *Conservation Biology*, 21(2), 534-539.
- Hodek, I., (2013). Controversial aspects of diapause development. *EJE*, 99(2), 163-173.
- Hodell, D. A., Brenner, M., Curtis, J. H., & Guilderson, T. (2001). Solar forcing of drought frequency in the Maya lowlands. *Science*, 292(5520), 1367-1370.
- Hoffmann, A. A., & Schiffer, M. (1998). Changes in the heritability of five morphological traits under combined environmental stresses in *Drosophila melanogaster*. *Evolution*, 52(4), 1207-1212.
- Holland H. D., (1992). *Adaptation in natural and artificial systems*. MIT Press, Cambridge
- Holmes R.W., Croll, D.A., (1984). Initial observations on the composition of dense diatom growths on the body feathers of three species of diving seabirds, In: D.G. Mann (ed.) *Proceedings of the 7th International Diatom Symposium*. Koenigstein. O. Koeltz, pp. 265–277.
- Holstein, T. W., & Laudet, V., (2014). Life-history evolution: at the origins of metamorphosis. *Current Biology*, 24(4), R159-R161.
- Honegger, R. (1998). The lichen symbiosis—what is so spectacular about it? *The Lichenologist*, 30(3), 193-212.
- Hoppensteadt, F. C., & Keller, J. B., (1976). Synchronization of periodical cicada emergences. *Science*, 194(4262), 335-337.
- Houck, M. A., (2012). *Mites: ecological and evolutionary analyses of life-history patterns*. Springer Science & Business Media.
- Houck, M. A., & OConnor, B. M., (1991). Ecological and evolutionary significance of phoresy in the Astigmata. *Annual review of entomology*, 36(1), 611-636.
- Howenstine, A. O., Sadier, A., Anthwal, N., Lau, C. L., & Sears, K. E., (2021). Non-model systems in mammalian forelimb evo-devo. *Current Opinion in Genetics & Development*, 69, 65-71.
- Hoysted, G. A., Bidartondo, M. I., Duckett, J. G., Pressel, S., & Field, K. J., (2020). Phenology and function in lycopod–Mucoromycotina symbiosis. *New Phytologist*.
- Hrushesky, W. J., Sothorn, R. B., Du-Quiton, J., Quiton, D. F. T., Rietveld, W., & Boon, M. E., (2011). Sunspot dynamics are reflected in human physiology and pathophysiology. *Astrobiology*, 11(2), 93-103.
- Huang, W. E., Song, Y., & Xu, J., (2015). Single cell biotechnology to shed a light on biological ‘dark matter’ in nature. *Microbial biotechnology*, 8(1), 15.
- Hudson, I. L., & Keatley, M. R., (2010). Phenological research. *Methods for environmental and climate change analysis*.
- Huey, R. B., & Pianka, E. R., (1977). Patterns of niche overlap among broadly sympatric versus narrowly sympatric Kalahari lizards (Scincidae: Mabuya). *Ecology*, 58(1), 119-128.
- Hughes, A. M., (1948). The mites associated with stored food products. *The Mites associated with Stored Food Products*.
- Hunter, A. F., (2000). Gregariousness and repellent defences in the survival of phytophagous insects. *Oikos*, 91(2), 213-224.

- Husnik, F., Nikoh, N., Koga, R., Ross, L., Duncan, R. P., Fujie, M., ... & McCutcheon, J. P., (2013). Horizontal gene transfer from diverse bacteria to an insect genome enables a tripartite nested mealybug symbiosis. *Cell*, 153(7), 1567-1578.
- Hut, R. A., & Beersma, D. G., (2011). Evolution of time-keeping mechanisms: early emergence and adaptation to photoperiod. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366(1574), 2141-2154.
- Hut, R. A., Kronfeld-Schor, N., van der Vinne, V., & De la Iglesia, H., (2012). In search of a temporal niche: environmental factors. In *Progress in brain research* (Vol. 199, pp. 281-304). Elsevier.
- Hutchins, E., (1995). *Cognition in the Wild* (No. 1995). MIT press
- Hutchins, E., (2010). Cognitive ecology. *Topics in cognitive science*, 2(4), 705-715.
- Hutchinson, G. E. (1957). 'Concluding Remarks: Cold Springs Harbor Symposium', *Quantitative Biology*, 22, pp. 415-27.
- Hutchinson, G. E., (1959). Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist*, 93(870), 145-159.
- Hyvärinen, M., Hårdling, R., Tuomi, J., (2002). "Cyanobacterial Lichen Symbiosis: The Fungal Partner as an Optimal Harvester", *Oikos*, 98(3): 498-504. doi:10.1034/j.1600-0706.2002.980314.x
- Itô, Y., (1998). Role of escape from predators in periodical cicada (Homoptera: Cicadidae) cycles. *Annals of the Entomological Society of America*, 91(5), 493-496.
- Ivens, A. B., Kronauer, D. J., Pen, I., Weissing, F. J., & Boomsma, J. J., (2012). Ants farm subterranean aphids mostly in single clone groups-an example of prudent husbandry for carbohydrates and proteins? *BMC Evolutionary Biology*, 12(1), 1-12.
- Jablonka E., Szathmáry E., (1995). 'The Evolution of Information Storage and Heredity', *Trends in Ecology and Evolution*, 1, pp. 206-11.
- Jablonka, E., & Lamb, M. J., (2014). *Evolution in four dimensions, revised edition: Genetic, epigenetic, behavioral, and symbolic variation in the history of life*. MIT press.
- Jackson, T., (2009). Prosperity without growth? The transition to a sustainable economy.
- Jaggar, M., Rea, K., Spichak, S., Dinan, T. G., & Cryan, J. F., (2020). You've got male: sex and the microbiota-gut-brain axis across the lifespan. *Frontiers in neuroendocrinology*, 56, 100815.
- Jaksić, F. M., (1982). Inadequacy of activity time as a niche difference: the case of diurnal and nocturnal raptors. *Oecologia*, 52(2), 171-175.
- Janson, E. M., Stireman III, J. O., Singer, M. S., & Abbot, P., (2008). Phytophagous insect-microbe mutualisms and adaptive evolutionary diversification. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 62(5), 997-1012.
- Janzen, D. H., (1976). Why bamboos wait so long to flower. *Annual Review of Ecology and systematics* 7.1: 347-391.
- Jax, K., & Schwarz, A., (2011). The fundamental subdivisions of ecology. In *Ecology Revisited* (pp. 175-179). Springer, Dordrecht.
- Jimenez, J. J., Brown, G. G., Decaëns, T., Feijoo, A., & Lavelle, P., (2001). Chapter 9: Differences in the timing of diapause and patterns of aestivation in tropical earthworms. Jimenez, JJ & RJ Thomas.
- Johansson, J., Kristensen, N. P., Nilsson, J. Å., & Jonzén, N., (2015). The eco-evolutionary consequences of interspecific phenological asynchrony—a theoretical perspective. *Oikos*, 124(1), 102-112.
- Johnson, M. T., & Stinchcombe, J. R., (2007). An emerging synthesis between community ecology and evolutionary biology. *Trends in ecology & evolution*, 22(5), 250-257.
- Jones C. G., Lawton J. H., Shachak M., (1997). Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology* 78:1946-1957
- Jones, C. G., Lawton, J. H., Shachak M., (1994). Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69: 373- 386.
- Jost, T., Lacroix, C., Braegger, C., & Chassard, C., (2013). Assessment of bacterial diversity in breast milk using culture-dependent and culture-independent approaches. *British Journal of Nutrition*, 110(7), 1253-1262.
- Juckett, D. A., (2009). A 17-year oscillation in cancer mortality birth cohorts on three continents—synchrony to cosmic ray modulations one generation earlier. *International journal of biometeorology*, 53(6), 487-499.
- Kaiser, W., (1988). Busy bees need rest, too. *Journal of Comparative physiology A*, 163(5), 565-584.
- Kaiser, W., & Steiner-Kaiser, J. (1983). Neuronal correlates of sleep, wakefulness and arousal in a diurnal insect. *Nature*, 301(5902), 707-709.
- Kakishima, S., Yoshimura, J., Murata, H., & Murata, J., (2011). 6-year periodicity and variable synchronicity in a mass-flowering plant. *PLOS one*, 6(12), e28140.
- Kamada, N., Chen, G. Y., Inohara, N., & Núñez, G., (2013). Control of pathogens and pathobionts by the gut microbiota. *Nature immunology*, 14(7), 685-690.
- Karssemeijer, P. N., Reichelt, M., Gershenzon, J., van Loon, J., & Dicke, M., (2020). Foliar herbivory by caterpillars and aphids differentially affects phytohormonal signalling in roots and plant defence to a root herbivore. *Plant, cell & environment*, 43(3), 775-786.

- Kawamura, A., (1992). Notes on the pattern of biofouling in three species of southern rorqual species. *Bull. Fac. Bioresources, Mie Univ.* 8: 19–26.
- Keeley, J. E., & Bond, W. J., (1999). Mast flowering and semelparity in bamboos: the bamboo fire cycle hypothesis. *The American Naturalist*, 154(3), 383-391.
- Keilin, D., (1959). The Leeuwenhoek Lecture—the problem of anabiosis or latent life: history and current concept. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B-Biological Sciences*, 150(939), 149-191.
- Keller, D. R., & Golley, F. B., (Eds.). (2000). *The philosophy of ecology: from science to synthesis*. University of Georgia Press.
- Keller, J. A., & Shea, K., (2021). Warming and shifting phenology accelerate an invasive plant life cycle. *Ecology*, 102(1), e03219.
- Kingsland, S. E., (1995). *Modeling nature*. University of Chicago Press.
- Kiontke, K., (1997). Description of *Rhabditis* (*Caenorhabditis*) *drosophilae* n. sp. and *R. (C.) sonorae* n. sp. (Nematoda: Rhabditida) from saguaro cactus rot in Arizona. *Fundamental and applied Nematology*, 20(4), 305-315.
- Klvana, I., Berteaux, D., & Cazelles, B., (2004). Porcupine feeding scars and climatic data show ecosystem effects of the solar cycle. *The American Naturalist*, 164(3), 283-297.
- Knapp, J.M, and Lowe, R.L., (2009). Spatial distribution of epiphytic diatoms on lotic bryophytes. *Southeast. Nat.* 8: 305–316.
- Knowlton, N., & Rohwer, F., (2003). Multispecies microbial mutualisms on coral reefs: the host as a habitat. *The American Naturalist*, 162(S4), S51-S62.
- Koch, H., & Schmid-Hempel, P., (2011). Socially transmitted gut microbiota protects bumble bees against an intestinal parasite. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(48), 19288-19292.
- Koch, H., & Schmid-Hempel, P., (2012). Gut microbiota instead of host genotype drive the specificity in the interaction of a natural host-parasite system. *Ecology Letters*, 15(10), 1095-1103.
- Kohl K. D., (2020). Ecological and evolutionary mechanisms underlying patterns of phyllosymbiosis in host-associated microbial communities. *Phil. Trans. R. Soc. B* 375, 20190251.
- KOST, C., & Heil, M., (2006). Herbivore-induced plant volatiles induce an indirect defence in neighbouring plants. *Journal of Ecology*, 94(3), 619-628.
- Kovács, M., Szendro, Z., Milisits, G., Bóta, B., Bír-Németh, E., Radnai, I., ... & Horn, P., (2006). Effect of nursing methods and faeces consumption on the development of the bacteroides, lactobacillus and coliform flora in the caecum of the newborn rabbits. *Reproduction Nutrition Development*, 46(2), 205-210.
- Krantz, S. L., Benoit, T. G., & Beasley, C. W., (1999). Special Issue on Tardigrada-Phytopathogenic Bacteria Associated with Tardigrada. *Zoologischer Anzeiger*, 238(3-4), 259-260.
- Krebs, C. J., Boonstra, R., Boutin, S., & Sinclair, A. R., (2001). What Drives the 10-year Cycle of Snowshoe Hares? The ten-year cycle of snowshoe hares—one of the most striking features of the boreal forest—is a product of the interaction between predation and food supplies, as large-scale experiments in the Yukon have demonstrated. *BioScience*, 51(1), 25-35.
- Krebs, C. J., (1985). *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*, 3rd ed. Harper & Row, New York, 800 pp.
- Kronfeld-Schor, N., & Dayan, T., (2003). Partitioning of time as an ecological resource. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34, 153–181.
- Kronfeld-Schor, N., & Dayan, T., (2008). Activity patterns of rodents: The physiological ecology of biological rhythms. *Biological Rhythm Research*, 39, 193–211.
- Kukalova-Peck, J., (1978). Origin and evolution of insect wings and their relation to metamorphosis, as documented by the fossil record. *Journal of Morphology*, 156(1), 53-125.
- Kumar, A., (2003). Comunicación acústica en aves. *Resonancia*, 8 (6), 44-55
- Kumar, R., Pandey, S., & Pandey, A. (2006). Plant roots and carbon sequestration. *Current Science*, 885-890.
- Kurland, C. G., Canback, B., & Berg, O. G. (2003). Horizontal gene transfer: a critical view. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(17), 9658-9662.
- Kylafis, G., & Loreau, M., (2011). Niche construction in the light of niche theory. *Ecology Letters*, 14(2), 82-90.
- Lakatos I. (1978) *The Methodology of Scientific Research Programmes* (Philosophical Papers: Volume 1), J. Worrall and G. Currie (eds.), Cambridge: Cambridge University Press.
- Lakatos, I., (1968, January). Criticism and the methodology of scientific research programmes. In *Proceedings of the Aristotelian society* (Vol. 69, pp. 149-186). Aristotelian Society, Wiley.
- Lakatos, I., (2007). *Metodología de los programas de investigación científica*. Alianza, Buenos Aires.
- Laland & Chiu (2021). Evolution's engineers. *AEON MAGAZINE* January 2021
- Laland K. N., Odling-Smee F. J., Feldman M. W., (1996). 'The Evolutionary Consequences of Niche Construction: A Theoretical Investigation Using Two-Locus Theory', *Journal of Evolutionary Biology*, 9, pp. 293–316.
- Laland K. N., Odling-Smee F. J., Feldman M. W., (1999). Evolutionary consequences of niche construction and their implications for ecology. *Proc Natl Acad Sci USA* 96:10242–10247.

- Laland K. N., Sterelny K., Odling-Smee J., *et al.*, (2011). Cause and effect in biology revisited: is Mayr's proximate–ultimate dichotomy still useful? *Science* 334:1512–1516
- Laland, K. N., & Brown, G. R., (2006). Niche construction, human behavior, and the adaptive-lag hypothesis. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews: Issues, News, and Reviews*, 15(3), 95–104.
- Laland, K. N., & Sterelny, K., (2006). Perspective: seven reasons (not) to neglect niche construction. *Evolution*, 60(9), 1751–1762.
- Laland, K. N., Odling-Smee, F. J. & Feldman, M. W., (2001). Niche construction, ecological inheritance, and cycles of contingency in evolution. En S. Oyama, P. E. Griffiths, & D. G. Russell (Eds.), *Cycles of contingency: developmental systems and evolution* (pp. 117–126). Cambridge, London: The MIT Press.
- Laland, K. N., Odling-Smee, J. and Feldman, M. W., (2000): 'Niche Construction, Biological Evolution, and Cultural Change', *Behavioral and Brain Sciences*, 23, pp. 131–75.
- Laland, K. N., Odling-Smee, J., Hoppitt, W., & Uller, T., (2013). More on how and why: cause and effect in biology revisited. *Biology & Philosophy*, 28(5), 719–745.
- Laland, K., Matthews, B., & Feldman, M. W., (2016). An introduction to niche construction theory. *Evolutionary Ecology*, 30(2), 191–202.
- Lamb, C. E., Marden, C. L., Ebeling, A., Perez-Barrales, R., & Watts, J. E., (2020). Nectar Microbial Diversity and Changes Associated with Environmental Exposure.
- Lande, R., (2009). Adaptation to an extraordinary environment by evolution of phenotypic plasticity and genetic assimilation. *Journal of evolutionary biology*, 22(7), 1435–1446.
- LaSalle, J., & Gauld, I. D., (1991). Parasitic Hymenoptera and the biodiversity crisis. *Redia*, 74(3, Appendix), 315–334.
- Leakey, R., & Lewin, R., (1997). The sixth extinction: patterns of life and the future of humankind. *Journal of Leisure Research*, 29(4), 476.
- Lee, S. J., Morse, D., & Hijri, M., (2019). Holobiont chronobiology: mycorrhiza may be a key to linking aboveground and underground rhythms. *Mycorrhiza*, 1–10.
- Lehmann-Ziebarth, N., Heideman, P. P., Shapiro, R. A., Stoddart, S. L., Hsiao, C. C. L., Stephenson, G. R., ... & Ives, A. R., (2005). Evolution of periodicity in periodical cicadas. *Ecology*, 86(12), 3200–3211.
- Lei, G. C., & Hanski, I., (1997). Metapopulation structure of *Cotesia melitaeorum*, a specialist parasitoid of the butterfly *Melitaea cinxia*. *Oikos*, 91–100.
- Lei, G., & Hanski, I., (1998). Spatial dynamics of two competing specialist parasitoids in a host metapopulation. *Journal of Animal Ecology*, 67(3), 422–433.
- Leibold, M. A., (1995). The niche concept revisited: mechanistic models and community context. *Ecology*, 76(5), 1371–1382.
- Leimar O., Mcnamara J. M., (2015). 'The Evolution of Transgenerational Integration of Information in Heterogeneous Environments', *The American Naturalist*, 185, pp. E55–69.
- Leith H. (ed.), (1974) Phenology and seasonal modeling. Springer-Verlag, New York
- Lesne, P., (1896). Mœurs du *Limosina sacra* Meig.[Dipt.]. Phénomènes de transport mutuel chez les animaux articulés. Origine du parasitisme chez les Insectes diptères. *Bulletin de la Société entomologique de France*, 1(6), 162–165.
- Levins, R. & Lewontin, R., (1985). *The Dialectical Biologist*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Levis, N. A., & Pfennig, D. W., (2016). Evaluating 'plasticity-first' evolution in nature: key criteria and empirical approaches. *Trends in ecology & evolution*, 31(7), 563–574.
- Lewin, A. Y., & Volberda, H. W., (1999). Prolegomena on coevolution: A framework for research on strategy and new organizational forms. *Organization s*
- Lewin, R. A., Farnsworth P. A. & Yamanaka G., (1981). The algae of polar bears. *Phycologia* 20: 303–314.
- Lewin, R. A., & P. T. Robinson., (1979). The greening of polar bears in zoos. *Nature* 278: 445–447
- Lewontin, R. C., (1970). The units of selection. *Annual review of ecology and systematics*. 1–18.
- Lewontin, R. C., (1974). The analysis of variance and the analysis of causes. *Am J Hum Genet* 26:400–411
- Lewontin, R. C., (1983). 'Gene, Organism, and Environment', in Bendall D. S. (ed.), *Evolution from Molecules to Men*, New York: Cambridge University Press, pp. 2732–85.
- Lewontin, R. C., (1991). *Biology as Ideology: The Doctrine of DNA*, New York: Harper.
- Lewontin, R. C., (2000). *The Triple Helix: Gene, Organism, and Environment*, Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Ley, R. E., Hamady, M., Lozupone, C., Turnbaugh, P. J., Ramey, R. R., Bircher, J. S., ... & Gordon, J. I., (2008). Evolution of mammals and their gut microbes. *science*, 320(5883), 1647–1651.
- Li, D., & Hauber, M. E., (2021). Parasitic begging calls of nestmate-evictor common cuckoos stimulate more parental provisions by red-winged blackbirds than calls of nest-sharing brown-headed cowbirds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 75(1), 1–9.

- Li, H., Sosa-Calvo, J., Horn, H. A., Pupo, M. T., Clardy, J., Rabeling, C., ... & Currie, C. R., (2018). Convergent evolution of complex structures for ant–bacterial defensive symbiosis in fungus-farming ants. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(42), 10720-10725.
- Li, Y., Shao, M., Wang, J., & Li, T. (2020). Effects of Earthworm Cast Application on Water Evaporation and Storage in Loess Soil Column Experiments. *Sustainability*, 12(8), 3112.
- Lichti, N. I., Steele, M. A., & Swihart, R. K. (2017). Seed fate and decision-making processes in scatter-hoarding rodents. *Biological Reviews*, 92(1), 474-504.
- Lim, S. J., & Bordenstein, S. R. (2020). An introduction to phylosymbiosis. *Proceedings of the Royal Society B*, 287(1922), 20192900.
- Lincoln, R.J., G.A. Boxshall, and P.F. Clark. (1985). *A Dictionary of Ecology, Evolution, and Systematics*. Cambridge University Press, New York, 298 pp.
- Lindeman, R. L. (1942). The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology* 23.4:399-417.
- Lindsay, E. (1940). The biology of the silverfish, *Ctenolepisma longicaudata* Esch. with particular reference to its feeding habits. *Proceedings of the royal society of Victoria*, 52(pt. 1).
- Linne C. (1751). *Philosophia botanica*. (H. Rose (1775) in the elements of botany: Containing the history of science). T. Cadell and M. Hingeston, London
- Lloyd, E. A. (1988). *The structure and confirmation of evolutionary theory*. Princeton University Press.
- Lloyd, M., & Dybas, H. S. (1966). The periodical cicada problem. II. Evolution. *Evolution*, 466-505.
- Locey, K. J., & Lennon, J. T. (2016). Scaling laws predict global microbial diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(21), 5970-5975.
- Long-Smith, C., O'Riordan, K. J., Clarke, G., Stanton, C., Dinan, T. G., & Cryan, J. F. (2020). Microbiota-gut-brain axis: new therapeutic opportunities. *Annual review of pharmacology and toxicology*, 60, 477-502.
- Longo, G., & Montévil, M. (2012). The inert vs. the living state of matter: extended criticality, time geometry, anti-entropy—an overview. *Frontiers in physiology*, 3, 39.
- Loreau, M. (1998). Ecosystem development explained by competition within and between material cycles. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 265(1390), 33-38.
- Lotka, A. J. (1920). Undamped oscillations derived from the law of mass action. *Journal of the american chemical society*, 42(8), 1595-1599.
- Lowell, W. E., & Davis Jr, G. E. (2008). The light of life: Evidence that the sun modulates human lifespan. *Medical hypotheses*, 70(3), 501-507.
- Lowry, W. P. (2013). *Weather and life: an introduction to biometeorology*. Elsevier.
- Lubbers, I. M., Van Groenigen, K. J., Fonte, S. J., Six, J., Brussaard, L., & Van Groenigen, J. W. (2013). Greenhouse-gas emissions from soils increased by earthworms. *Nature Climate Change*, 3(3), 187-194.
- Lucy, B. E. (1958). The development of associatoin and climax concepts. Their use in interpretation of the deciduous forest. Fifty years of bot. Gold. Jubil. Vol. Bot. Soc. Amer. NY.
- Ludovisi, A., Pandolfi, P., & Taticchi, M. I. (2005). The strategy of ecosystem development: specific dissipation as an indicator of ecosystem maturity. *Journal of Theoretical Biology*, 235(1), 33-43.
- Lukeš, J., Kuchta, R., Scholz, T., & Pomajbíková, K. (2014). (Self-) infections with parasites: re-interpretations for the present. *Trends in parasitology*, 30(8), 377-385.
- Lukeš, J., Stensvold, C. R., Jirků-Pomajbíková, K., & Parfrey, L. W. (2015). Are human intestinal eukaryotes beneficial or commensals? *PLoS Pathog*, 11(8), e1005039.
- Lunine J. (2006). Physical conditions on the early Earth. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 361 (1474):1721-1731.
- Lynn, W. T. (1910). Phenology-phrenology. *The Observatory* 33:370–371
- MacArthur, R. H. (1957). On the relative abundance of bird species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 43(3), 293.
- MacArthur, R. H. (1958). Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. *Ecology*, 39(4), 599-619.
- MacArthur, R. H. (1972). *Geographical Ecology* New York Harper and Row.
- MacArthur, R. H. & Wilson, E. O. (1967) *The Theory of Island Biogeography*. Princeton: Princeton University Press.
- MacArthur, R. H., & MacArthur, J. W. (1961). On bird species diversity. *Ecology*, 42(3), 594-598.
- MacArthur, R., & Levins, R. (1967). The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The american naturalist*, 101(921), 377-385.
- MacColl, A. D. (2011). The ecological causes of evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 26(10), 514-522.
- Mackie, R. I., Sghir, A., & Gaskins, H. R. (1999). Developmental microbial ecology of the neonatal gastrointestinal tract. *The American journal of clinical nutrition*, 69(5), 1035s-1045s.
- Maia-Carneiro, T., & Rocha, C. F. D. (2021). Diverging temporal and thermal niche dimensions favor syntopy of *Tropidurus hispidus* and *Tropidurus semitaeniatus* (Squamata: Tropiduridae). *Biologia*, 76(1), 133-146.
- Majerus, M., Amos, W., & Hurst, G. (1996). *Evolution: the four-billion-year war*. Addison Wesley Longman Ltd.

- Maki, J. J., Bobeck, E. A., Sylte, M. J., & Looft, T. (2020). Eggshell and environmental bacteria contribute to the intestinal microbiota of growing chickens. *Journal of Animal Science and Biotechnology*, 11(1), 1-17.
- Malinowski, B. (1944). *A scientific theory of culture*. NY: University of North Carolina Press.
- Mallinger, R. E., Gibbs, J., & Gratton, C. (2016). Diverse landscapes have a higher abundance and species richness of spring wild bees by providing complementary floral resources over bees' foraging periods. *Landscape ecology*, 31(7), 1523-1535.
- Maraci, Ö., Engel, K., & Caspers, B. A. (2018). Olfactory communication via microbiota: what is known in birds? *Genes*, 9(8), 387.
- Marcus, G. (2006). Startling starlings. *Nature* 440, 1117–1118.
- Marder, M. (2012). Plant intentionality and the phenomenological framework of plant intelligence. *Plant signaling & behavior*, 7(11), 1365-1372
- Margalef, R. (1959b). *Ecología, Biogeografía y evolución*. *Revista de la Universidad de Madrid* 8: 221-273.
- Margalef, R. (1962). Adaptación, ecología y evolución: nuevas formas de plantear antiguos problemas. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural* 60: 231-246.
- Margalef, R. (1974). *Ecología*. Ed. Omega, Barcelona, España.
- Margalef, R. (1993). *Teoría de los sistemas ecológicos*. Publicacions de la Universitat de Barcelona, Barcelona, 290.
- Margalef, R. (1997). Excellence in Ecology. *Our Biosphere. Excellence in ecology*.
- Margalef, R. (1998). *Ecología* (9ª edición). Barcelona: Ediciones Omega, SA.
- Margulis, L. (1967). "On the origin of mitosing cells". *J Theor Bio*, 14 (3), pp. 255–274.
- Margulis, L. (1990). Words as battle cries: symbiogenesis and the new field of endocytobiology. *Bioscience*, 40(9), 673-677.
- Margulis, L. (1993). *Symbiosis in cell evolution* (2 ed.). W. H. Freeman & Co., New York.
- Margulis, L., & Fester, R. (Eds.). (1991). *Symbiosis as a source of evolutionary innovation: speciation and morphogenesis*. Mit Press.
- Margulis, L., & Sagan, D. (2010). 27• Sentient symphony. *The nature of life: classical and contemporary perspectives from philosophy and science*, 340.
- Marlatt, C. L. (1907). *The periodical cicada* (No. 71). US Department of Agriculture, Bureau of Entomology.
- Marler, P. (1970). A comparative approach to vocal learning: song development in white-crowned sparrows. *Journal of Comparative & Physiological Psychology* 71, 1–25.
- Martin, A., & Simon, C. (1990). Temporal variation in insect life cycles. *BioScience*, 40(5), 359-368.
- Maschinski, J., & Whitham, T. G. (1989). The continuum of plant responses to herbivory: the influence of plant association, nutrient availability, and timing. *The American Naturalist*, 134(1), 1-19.
- Masó, M., Garcés, E., Pagès, F. & Camp, J. Drifting plastic debris as a potential vector for dispersing Harmful Algal Bloom (HAB) species. *Sci. Mar.* 67, 107–111 (2003).
- Matsuura, Y., Moriyama, M., Łukasik, P., Vanderpool, D., Tanahashi, M., Meng, X. Y., ... & Fukatsu, T. (2018). Recurrent symbiont recruitment from fungal parasites in cicadas. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(26), E5970-E5979.
- Matthews, B., De Meester, L., Jones, C. G., Ibelings, B. W., Bouma, T. J., Nuutinen, V., ... & Odling-Smee, J. (2014). Under niche construction: an operational bridge between ecology, evolution, and ecosystem science. *Ecological Monographs*, 84(2), 245-263.
- May R. (1976). *Theoretical ecology*. Boston: Blackwell Scientific Publications.
- May, R. (1973) *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton: Princeton University Press.
- Maynard-Smith J., Szathmáry E. (1995). *The Major Transitions on Evolution*, New York: Oxford University Press.
- Mayr, E. (1942). *Systematics and origin of species*. New York, NY: Columbia University Press
- Mayr, E. (1954). Geographic speciation in tropical echinoids. *Evolution*, 1-18.
- Mayr, E. (1957). *The Species Problem*. Washington, DC: American Association for the Advancement of Science.
- Mayr, E. (1961). Cause and effect in biology. *Science*, 134(3489), 1501-1506.
- McClintock, B. (1984). Nobel lecture. The significance of response of the genome to challenge. *Science*, 226, 792-801.
- McCormick, A. C., Unsicker, S. B., & Gershenzon, J. (2012). The specificity of herbivore-induced plant volatiles in attracting herbivore enemies. *Trends in plant science*, 17(5), 303-310.
- McCutcheon, J. P., & Von Dohlen, C. D. (2011). An interdependent metabolic patchwork in the nested symbiosis of mealybugs. *Current biology*, 21(16), 1366-1372.
- McDaniels, G. M., McDaniels, K. T., Murdock, C. A., Rayburn, J. R., & Cline, G. R. (2020). The Phenology of the Symbiotic Association between *Ambystoma maculatum* and Unicellular Algae (*Oophila*) Using Molecular Techniques. *Journal of Herpetology*, 54(4), 485-491.
- McFall-Ngai, M. (2005). The interface of microbiology and immunology: a comparative analysis of the animal kingdom. *The Influence of Cooperative Bacteria on Animal Host Biology*, 35-56.

- McFall-Ngai, M. (2008). Host-microbe symbiosis: the squid-Vibrio association—a naturally occurring, experimental model of animal/bacterial partnerships. In *Gi Microbiota and Regulation of the Immune System* (pp. 102-112). Springer, New York, NY.
- McFall-Ngai, M. (2014). Divining the essence of symbiosis: insights from the squid-vibrio model. *PLoS Biol*, 12(2), e1001783.
- McFall-Ngai, M. J. (2005). The interface of microbiology and immunology: a comparative analysis of the animal kingdom. *The Influence of Cooperative Bacteria on Animal Host Biology*, 35-56.
- McFall-Ngai, M., Hadfield, M. G., Bosch, T. C., Carey, H. V., Domazet-Lošo, T., Douglas, A. E., ... & Hentschel, U. (2013). Animals in a bacterial world, a new imperative for the life sciences. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(9), 3229-3236.
- McGhee, G. (2011). Convergent evolution. Limited forms most beautiful. *The Vienna Series in Theoretical Biology*. MIT press, pp 1.
- McIntosh, R. P. (1986). *The background of ecology: concept and theory*. Cambridge University Press.
- McKinney, M. L. (1997). How do rare species avoid extinction? A paleontological view. In *The biology of rarity* (pp. 110-129). Springer, Dordrecht.
- McNamara, J. M., Barta, Z., Fromhage, L., & Houston, A. I. (2008). The coevolution of choosiness and cooperation. *Nature*, 451(7175), 189-19
- McSorley, R. (2003). Adaptations of nematodes to environmental extremes. *Florida entomologist*, 86(2), 138-142.
- Medina-Sauza, R. M., Álvarez-Jiménez, M., Delhal, A., Reverchon, F., Blouin, M., Guerrero-Analco, J. A., ... & Barois, I. (2019). Earthworms building up soil microbiota, a review. *Frontiers in Environmental Science*, 7, 81.
- Mendes, R., Kruijt, M., De Bruijn, I., Dekkers, E., van der Voort, M., Schneider, J. H., ... & Raaijmakers, J. M. (2011). Deciphering the rhizosphere microbiome for disease-suppressive bacteria. *Science*, 332(6033), 1097-1100.
- Merchant, C. (1980). *The Death of Nature: Women, Ecology and the Scientific Revolution*. San Francisco: Sierra Club Books.
- Mereschkowski, K. S. (1909). The theory of two plasms as the basis of symbiogenesis, a new knowledge on the origins of organisms. *Proc. Studies Imperial Kazan Univer.* (In Russian).
- Meyer-Abich A (1943). Beitrage zur Theorie der Evolution der Organismen. " I. Das typologische Grundgesetz und seine Folgerungen fur Phylogenie " und Entwicklungsphysiologie. *Acta Biotheoretica* 7: 1–80
- Meyer-Abich A (1950). Beitrage zur Theorie der Evolution der Organismen. "II. Typensynthese durch Holobiose. *Bibliotheca Biotheoretica* 5. Leiden, the Netherlands: E. J. Brill.
- Miccoli, A., Picchietti, S., Fausto, A. M., & Scapigliati, G. (2021). Evolution of immune defence responses as incremental layers among Metazoa. *The European Zoological Journal*, 88(1), 44-57.
- Michod, R. E. (1981). Positive heuristics in evolutionary biology. *The British Journal for the Philosophy of Science*, 32(1), 1-36.
- Migge-Kleian, S., McLean, M. A., Maerz, J. C., & Heneghan, L. (2006). The influence of invasive earthworms on indigenous fauna in ecosystems previously uninhabited by earthworms. *Biological Invasions*, 8(6), 1275-1285.
- Miller-Rushing, A. J., Høye, T. T., Inouye, D. W., & Post, E. (2010). The effects of phenological mismatches on demography. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1555), 3177-3186.
- Miller, G. T., & Spoolman, S. (2012). *Environmental science*. Cengage Learning. MIT Press, Cambridge.
- Mitchell, S. D., & Dietrich, M. R. (2006). Integration without unification: An argument for pluralism in the biological sciences. *the american naturalist*, 168(S6), S73-S79.
- Möbius, K. (1877). *Die Auster und die Austernwirtschaft*. Verlag von Wiegandt, Hempel & Parey: Berlin. (English translation: *The Oyster and Oyster Farming*. U.S. Commission Fish and Fisheries Report, 1880: 683-751).
- Montagu, A. (Ed.). (1962). *Culture and the evolution of man*. NY: Oxford University Press.
- Montagu, A. (Ed.). (1968). *Culture: Man's adaptive dimension*. NY: Oxford University Press.
- Montévil, M. (2020). Historicity at the heart of biology. *Theory in biosciences*, 1-9.
- Montgomery GG & Sunquist ME. (1978). Habitat selection and use by two-toed and three-toed sloths. *The ecology of arboreal folivores* (ed. & Montgomery GG), pp. 329–359. Washington, DC: Smithsonian Institution Press
- Mora, C., Tittensor, D. P., Adl, S., Simpson, A. G., & Worm, B. (2011). How many species are there on Earth and in the ocean? *PLoS Biol*, 9(8), e1001127.
- Moran, N. A. (1994). Adaptation and constraint in the complex life cycles of animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 25(1), 573-600.
- Morejohn, G.V. (1980). The natural history of Dall's porpoise in the north Pacific Ocean, In: Winn, H.E. and Olla, B.L. (eds) *Behavior of Marine Animals*, vol. 3. Cetaceans. Plenum, New York.

- Moroenyane, I., Mendes, L., Tremblay, J., Tripathi, B., & Yergeau, É. (2021). Plant Compartments and Developmental Stages Modulate the Balance between Niche-Based and Neutral Processes in Soybean Microbiome. *Microbial Ecology*, 1-13.
- Morowitz, H. J. (2004). *The emergence of everything: How the world became complex*. Oxford University Press, USA.
- Morren C (1849a). Le Globe, le Temps et la vie. *Bulletins de l'Académie royale des Sciences, des Lettres et des Beaux-Arts de Belgique*, XVI (2): 660–684
- Morren C (1849b). Principes d'horticulture. Des phénomènes périodiques de la végétation. *Les Annales de la Société royale d'agriculture et de botanique de Gand* 5:441–450
- Morren C (1851). Le globe, le temps et la vie or discours sur le phénomènes périodiques auxquels la physiologie de la terra est soumise In: Morren C (ed) *Lobelia ou recueil d'observations de botanique*. M. Hayez, imprimeur de l'Académie Royale de Belgique, Bruxelles
- Morren C (1853). Souvenirs phénologiques de l'hiver 1852–1853. *Bulletin de l'Académie royale des Sciences, des Lettres et des Beaux-Arts de Belgique*. XX (1): 160–186
- Morris, J. L., Puttick, M. N., Clark, J. W., Edwards, D., Kenrick, P., Pressel, S., ... & Donoghue, P. C. (2018). The timescale of early land plant evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(10), E2274-E2283.
- Moser, J. C., Konrad, H., Blomquist, S. R., & Kirisits, T. (2010). Do mites phoretic on elm bark beetles contribute to the transmission of Dutch elm disease? *Naturwissenschaften*, 97(2), 219-227.
- Moser, J. C., Konrad, H., Kirisits, T., & Carta, L. K. (2005). Phoretic mites and nematode associates of *Scolytus multistriatus* and *Scolytus pygmaeus* (Coleoptera: Scolytidae) in Austria. *Agricultural and Forest Entomology*, 7(2), 169-177.
- Müller-Wille, S., & Rheinberger, H. J. (2012). *A cultural history of heredity*. University of Chicago Press.
- Müller, G. B. (2017). Why an extended evolutionary synthesis is necessary. *Interface focus*, 7(5), 20170015.
- Muller, G. B., & Wagner, G. P. (1991). Novelty in evolution: restructuring the concept. *Annual review of ecology and systematics*, 22(1), 229-256.
- Munir, J. (2001). The influence of maternal photoperiod on germination requirements in *Arabidopsis thaliana*. *Am J Bot*, 88, 1240-1249.
- Munkacsy, A. B., Pan, J. J., Villesen, P., Mueller, U. G., Blackwell, M., & McLaughlin, D. J. (2004). Convergent coevolution in the domestication of coral mushrooms by fungus-growing ants. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271(1550), 1777-1782.
- Munster-Swendsen, M., & Nachman, G. (1978). Asynchrony in insect host-parasite interaction and its effect on stability, studied by a simulation model. *The Journal of Animal Ecology*, 159-171.
- Murphy, G. E., & Romanuk, T. N. (2014). A meta-analysis of declines in local species richness from human disturbances. *Ecology and evolution*, 4(1), 91-103.
- Nagae, S., Sato, K., Tanabe, T., & Hasegawa, K. (2021). Symbiosis of the millipede parasitic nematodes Rhigonematoidea and Thelastomatoidea with evolutionary different origins. *BMC Ecology and Evolution*, 21(1), 1-16.
- Nakabachi, A. (2015). Horizontal gene transfers in insects. *Current opinion in insect science*, 7, 24-29.
- Näpflin, K., & Schmid-Hempel, P. (2016). Immune response and gut microbial community structure in bumblebees after microbiota transplants. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1831), 20160312.
- Necibi, S., & Linit, M. J. (1998). Effect of *Monochamus carolinensis* on *Bursaphelenchus xylophilus* dispersal stage formation. *Journal of Nematology*, 30(2), 246.
- Nersessian, N. J. (2010). *Creating scientific concepts*. MIT press.
- Nersessian, N. J. (2012). Engineering concepts: The interplay between concept formation and modeling practices in bioengineering sciences. *Mind, Culture, and Activity*, 19(3), 222-239.
- Nesse, R. M. (2013). Tinbergen's four questions organized: A response to Bateson and Laland. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(12), 681-82.
- Neuman, Y. (2004). Meaning-making in the immune system. *Perspectives in biology and medicine*, 47(3), 317-327.
- Neuman, Y. (2006). Cryptobiosis: A new theoretical perspective. *Progress in biophysics and molecular biology* 92. 2: 258-267.
- Neuman, Y., & Nave, O. (2008). On the semio-mathematical nature of codes. *Biosemiotics*, 1(1), 99-111.
- Newton, I. L., & Rice, D. W. (2020). The Jekyll and Hyde symbiont: could *Wolbachia* be a nutritional mutualist? *Journal of bacteriology*, 202(4).
- Ngai, M. J. M., Henderson, B., & Ruby, E. G. (Eds.). (2005). *The influence of cooperative bacteria on animal host biology*. Cambridge University Press.
- Nicotra, A. B., Atkin, O. K., Bonser, S. P., Davidson, A. M., Finnegan, E. J., Mathesius, U., ... & van Kleunen, M. (2010). Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in plant science*, 15(12), 684-692.
- Niimi, T., & Ando, T. (2021). Evo-devo of wing colour patterns in beetles. *Current Opinion in Genetics & Development*, 69, 97-102.

- Nijhout, H. F. (1990). Metaphors and the role of genes in development. *BioEssays* 12:441-446.
- Noble, D. (2017). Evolution viewed from physics, physiology and medicine. *Interface focus*, 7(5), 20160159.
- Norgaard, R. B. (1989). The case for methodological pluralism. *Ecological economics*, 1(1), 37-57.
- Nunes-Neto, N. F., Santos do Carmo, R., & El-Hani, C. N. (2009). The relationships between marine phytoplankton, dimethylsulphide, and the global climate: the CLAW hypothesis as a lakatosian progressive problemshift. *Marine phytoplankton*. New York: Nova Science Publishers.
- Nuriel-Ohayon, M., Neuman, H., & Koren, O. (2016). Microbial changes during pregnancy, birth, and infancy. *Frontiers in microbiology*, 7, 1031
- Nussey, D. H., Postma, E., Gienapp, P., & Visser, M. E. (2005). Selection on heritable phenotypic plasticity in a wild bird population. *Science*, 310(5746), 304-306.
- Nuzzo, V. A., Maerz, J. C., & Blossey, B. (2009). Earthworm invasion as the driving force behind plant invasion and community change in northeastern North American forests. *Conservation Biology*, 23(4), 966-974.
- O'Neill, R. V., Deangelis, D. L., Waide, J. B., Allen, T. F., & Allen, G. E. (1986). A hierarchical concept of ecosystems (No. 23). Princeton University Press.
- O'Brien, A. M., Jack, C. N., Friesen, M. L., & Frederickson, M. E. (2021). Whose trait is it anyways? Coevolution of joint phenotypes and genetic architecture in mutualisms. *Proceedings of the Royal Society B*, 288(1942), 20202483.
- O'Malley, M. A., & Dupré, J. (2007). Size doesn't matter: towards a more inclusive philosophy of biology. *Biology & Philosophy*, 22(2), 155-191.
- O'Malley, M. A., Martin, W., & Dupré, J. (2010). The tree of life: introduction to an evolutionary debate. *Biology & Philosophy*, 25(4), 441-453.
- Odling-Smee F. J. (1988). 'Niche Constructing Phenotypes', in Plotkin H. C. (ed.), *The Role of Behavior in Evolution*, Cambridge, MA: MIT Press, pp. 73-132.
- Odling-Smee F. J., Erwin D., Palkovacs E., et al. (2013). Niche construction theory: a practical guide for ecologists. *Q Rev Biol* 88:3-28.
- Odling-Smee F. J., Laland K. N., Feldman M. W. (2003) Niche construction: the neglected process in evolution. In: *Monographs in population biology*, vol 37. Princeton University Press, Princeton
- Odling-Smee, F. J., K. N. Laland, and M. W. Feldman. 1996. Niche construction. *American Naturalist* 147: 641-648.
- Odling-Smee, J. (2007). Niche inheritance: a possible basis for classifying multiple inheritance systems in evolution. *Biological Theory*, 2(3), 276-289.
- Odling-Smee, J. (2010). Niche inheritance. *Evolution: the extended synthesis*, 175-207.
- Odling-Smee, J., Erwin, D. H., Palkovacs, E. P., Feldman, M. W., & Laland, K. N. (2013). Niche construction theory: a practical guide for ecologists. *The Quarterly review of biology*, 88(1), 3-28.
- Odling-Smee, J., Laland, K. N. and Feldman, M. W. (2003). *Niche Construction: The Neglected Process in Evolution*, Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Odum, E. P. (1968). Energy flow in ecosystems: a historical review. *American Zoologist*, 8(1), 11-18.
- Odum, E. P. (1989). *Ecology and Our Endangered Life-Support Systems*, Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- Odum, E. P. (2014). The strategy of ecosystem development. In *The ecological design and planning reader* (pp. 203-216). Island Press, Washington, DC.
- Odum, E. P., & Barrett, G. W. (1971). *Fundamentals of ecology* (Vol. 3, p. 5). Philadelphia: Saunders.
- Ogilvie, J. E., Griffin, S. R., Gezon, Z. J., Inouye, B. D., Underwood, N., Inouye, D. W., & Irwin, R. E. (2017). Interannual bumble bee abundance is driven by indirect climate effects on floral resource phenology. *Ecology letters*, 20(12), 1507-1515.
- Ogura, N., & Nakashima, T. (2002). In vitro occurrence of dispersal fourth stage juveniles in *Bursaphelenchus xylophilus* co-incubated with *Monochamus alternatus*. *Nematological Research (Japanese Journal of Nematology)*, 32(2), 53-59.
- Okasha S (2005) On niche construction and extended evolutionary theory. *Biol Philos* 20:1-10
- Okumura, E., Tanaka, R., & Yoshiga, T. (2013a). Conditions for disembarkation of *Caenorhabditis japonica* from its carrier insect *Parastrachia japonensis*. *Nematological Research (Japanese Journal of Nematology)*, 43(1), 1-7.
- Okumura, E., Tanaka, R., & Yoshiga, T. (2013b). Species-specific recognition of the carrier insect by dauer larvae of the nematode *Caenorhabditis japonica*. *Journal of Experimental Biology*, 216(4), 568-572.
- Olenin, S., & Ducrottoy, J. P. (2006). The concept of biotope in marine ecology and coastal management. *Marine Pollution Bulletin*, 53(1-4), 20-29.
- Oleskin, A. V. (2014). Network structures in biological systems. *Biology Bulletin Reviews*, 4(1), 47-70.
- Oliver, K. M., Moran, N. A., & Hunter, M. S. (2005). Variation in resistance to parasitism in aphids is due to symbionts not host genotype. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(36), 12795-12800.
- Olsen, G. J., Lane, D. J., Giovannoni, S. J., Pace, N. R., & Stahl, D. A. (1986). Microbial ecology and evolution: a ribosomal RNA approach. *Annual reviews in microbiology*, 40(1), 337-365.

- Omosigbo, H., Shaw, L., Sizmur, T., Spurgeon, D., & Svendsen, C. (2021, April). The role of soil bacterial community diversity and composition in earthworm health and function. In EGU General Assembly Conference Abstracts (pp. EGU21-12981).
- Orensanz, M., & Denegri, G. (2017). Helminthology according to the philosophy of science of Imre Lakatos. *Salud Colectiva*, 13(1), 139-148.
- Osawa, R., Blanshard, W. H., & Ocallaghan, P. G. (1993). Microbiological studies of the intestinal microflora of the koala, *Phascolarctos cinereus*. 2. Pap, a special maternal feces consumed by juvenile koalas. *Australian journal of zoology*, 41(6), 611-620.
- Osche, G. (1956). Die präadaptation freilebender nematoden an den parasitismus. *Zool Anz*, 19(Suppl), 391-396.
- Ouyang, Y., Andersson, C. R., Kondo, T., Golden, S. S., & Johnson, C. H. (1998). Resonating circadian clocks enhance fitness in cyanobacteria. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95(15), 8660-8664.
- Oyama S (2000). Causal contributions and causal democracy in developmental systems theory. *Philos Sci* 67: S332–S347
- Oyama, S. (1985). *The ontogeny of information: Developmental systems and evolution*. Duke university press.
- Ozgul, A., Childs, D. Z., Oli, M. K., Armitage, K. B., Blumstein, D. T., Olson, L. E., ... & Coulson, T. (2010). Coupled dynamics of body mass and population growth in response to environmental change. *Nature*, 466(7305), 482-485.
- Pace, N. R., Stahl, D. A., Lane, D. J., & Olsen, G. J. (1986). The analysis of natural microbial populations by ribosomal RNA sequences. In *Advances in microbial ecology* (pp. 1-55). Springer, Boston, MA.
- Paine, R. T. (1984). Ecological determinism in the competition for space: The Robert H. MacArthur Award Lecture. *Ecology*, 65(5), 1339-1348.
- Panke-Buisse, K., Poole, A. C., Goodrich, J. K., Ley, R. E., & Kao-Kniffin, J. (2015). Selection on soil microbiomes reveals reproducible impacts on plant function. *The ISME journal*, 9(4), 980-989.
- Pantazidou, A, Louvrou, I and Economou-Amilli, A. (2006) Euendolithic shell-boring cyanobacteria and chlorophytes from the saline lagoon Ahivadolimni on Milos Island, Greece. *Eur. J. Phycol.* 41: 189–200.
- Park, T. (1946). Some observations on the history and scope of population ecology. *Ecological Monographs*, 16(4), 313-320.
- Parmentier, E., & Michel, L. (2013). Boundary lines in symbiosis forms. *Symbiosis*, 60(1), 1-5.
- Parmesan C (2007). Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warming. *Glob Change Biol* 13:1860–1872
- Parmesan, C. (2006). Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annu. Revi. Ecol. Evol. Syst.* 37, 637–669.
- Parmesan, C., & Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421(6918), 37-42.
- Pashalidou, F. G., Lambert, H., Peybernes, T., Mescher, M. C., & De Moraes, C. M. (2020). Bumble bees damage plant leaves and accelerate flower production when pollen is scarce. *Science*, 368(6493), 881-884.
- Patten, B. C. (1982). *Environs: relativistic elementary particles for ecology*. *The American Naturalist*, 119(2), 179-219.
- Pauli, J. N., Mendoza, J. E., Steffan, S. A., Carey, C. C., Weimer, P. J., & Peery, M. Z. (2014). A syndrome of mutualism reinforces the lifestyle of a sloth. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1778), 20133006.
- Pelletier F., Garant D., Hendry A. P. (2009). ‘Eco-evolutionary Dynamics’, *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 364, pp. 1483–9.
- Pennisi, E. (2016). *Shaking up the tree of life*.
- Penuelas, J., & Baldocchi, D. (2019). Life and the five biological laws. *Lessons for global change models and sustainability. Ecological complexity*, 38, 11-14.
- Peri, E., Foti, M. C., Martorana, L., Cusumano, A., & Colazza, S. (2021). The invasive stink bug *Halyomorpha halys* affects the reproductive success and the experience-mediated behavioural responses of the egg parasitoid *Trissolcus basalis*. *BioControl*, 1-14.
- Peters, R. H. (1988). Some general problems for ecology illustrated by food web theory. *Ecology*, 69(6), 1673-1676.
- Petkoski, S., Palva, J. M., & Jirsa, V. K. (2018). Phase-lags in large scale brain synchronization: Methodological considerations and in-silico analysis. *PLoS computational biology*, 14(7), e1006160.
- Pianka, E. R. (1969). Sympatry of desert lizards (*Ctenopus*) in Western Australia. *Ecology*, 50(6), 1012-1030.
- Pianka, E. R. (1973). The structure of lizard communities. *Annual review of ecology and systematics*, 4(1), 53-74.
- Pianka, E. R. (2011). *Evolutionary ecology*. Eric R. Pianka
- Pidone, C. L. (2005). *La teoría del prión*. *Analecta Veterinaria*, 25.
- Piersma, T., & Van Gils, J. A. (2011). *The flexible phenotype: a body-centred integration of ecology, physiology, and behaviour*. Oxford University Press.
- Pievani, T. (2012). An evolving research programme: The structure of evolutionary theory from a Lakatosian perspective. In *The theory of evolution and its impact* (pp. 211-228). Springer, Milano.

- Pigliucci, M. (2008). Is evolvability evolvable? *Nature Reviews Genetics*, 9(1), 75-82.
- Pigliucci, M., & Muller, G. (2010). Evolution—the extended synthesis.
- Pimm, S., Raven, P., Peterson, A., Şekercioğlu, Ç. H., & Ehrlich, P. R. (2006). Human impacts on the rates of recent, present, and future bird extinctions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(29), 10941-10946.
- Pinto-Zevallos, D. M., Hellén, H., Hakola, H., van Nouhuys, S., & Holopainen, J. K. (2013). Induced defenses of *Veronica spicata*: Variability in herbivore-induced volatile organic compounds. *Phytochemistry Letters*, 6(4), 653-656.
- Poinar Jr, G. O., Curcic, B. P., & Cokendolpher, J. C. (1998). Arthropod phoresy involving pseudoscorpions in the past and present. *Acta arachnologica*, 47(2), 79-96.
- Powell, J. E., Martinson, V. G., Urban-Mead, K., & Moran, N. A. (2014). Routes of acquisition of the gut microbiota of the honeybee *Apis mellifera*. *Applied and environmental microbiology*, 80(23), 7378-7387.
- Poyarkoff, E. (1914). Essai d'une théorie de la nymphe des Insectes Holométaboles. *Arch Zool Exp Gen*, 54, 221-265.
- Pozo, M. I., Herrera, C. M., & Bazaga, P. (2011). Species richness of yeast communities in floral nectar of southern Spanish plants. *Microbial Ecology*, 61(1), 82-91.
- Prada, C., & Hellberg, M. E. (2021). Speciation-by-depth on coral reefs: Sympatric divergence with gene flow or cryptic transient isolation? *Journal of evolutionary biology*, 34(1), 128-137.
- Puswal, S. M., Jinjun, M., & Liu, F. Effects of temperature and season on birds' dawn singing behavior in a forest of eastern China. *Journal of Ornithology*, 1-13.
- Putz, M. V., & Ori, O. (2020). Topological Symmetry Transition between Toroidal and Klein Bottle Graphenic Systems. *Symmetry*, 12(8), 1233.
- Quetelet A (1841). Phénomènes périodiques. *Bulletins de l'Académie royale des Sciences, des Lettres et des Beaux-arts de Belgique*, VIII (2): 231-232.
- Quetelet A (1843) Instructions pour l'observation des phénomènes périodiques. *Académie royale des Sciences et des Belles Lettres de Bruxelles*, 1<sup>er</sup> décembre de 1843, 16 pgs.
- Quicke, D. L. (1997). Parasitic wasps. Chapman & Hall Ltd.
- Rafferty, N. E., CaraDonna, P. J., & Bronstein, J. L. (2015). Phenological shifts and the fate of mutualisms. *Oikos*, 124(1), 14-21.
- Rainey P. B., Quistad S. D. (2020). Toward a dynamical understanding of microbial communities. *Phil. Trans. R. Soc. B* 375, 20190248.
- Ralph, M. R., & Menaker, M. (1988). A mutation of the circadian system in golden hamsters. *Science*, 241(4870), 1225-1227
- Ramulu H. G., Raoult D., Pontarotti P. (2012). The rhizome of life: what about metazoa? *Front Cell Infect Microbiol* 2:50.
- Raoult D. (2010). The post-Darwinist rhizome of life. *Lancet* 375:104–5
- Raspopov, O. M., Dergachev, V. A., Esper, J., Kozyreva, O. V., Frank, D., Ogurtsov, M., ... & Shao, X. (2008). The influence of the de Vries (~ 200-year) solar cycle on climate variations: Results from the Central Asian Mountains and their global link. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 259(1), 6-16.
- Rattner, B. A. (2009). History of wildlife toxicology. *Ecotoxicology*, 18(7), 773-783.
- Recio, J. L. G. (2004). Teorías de la vida.
- Reeve, H. K., & Sherman, P. W. (1993). Adaptation and the goals of evolutionary research. *The Quarterly Review of Biology*, 68(1), 1-32.
- Reid RG (2007) *Biological Emergences: Evolution by Natural Experiment*. Cambridge, MA: MIT Press
- Reid, C. R., & Latty, T. (2016). Collective behaviour and swarm intelligence in slime moulds. *FEMS microbiology reviews*, 40(6), 798-806.
- Requier, F., Jowanowitsch, K. K., Kallnik, K., & Steffan-Dewenter, I. (2020). Limitation of complementary resources affects colony growth, foraging behavior, and reproduction in bumble bees. *Ecology*, 101(3), e02946.
- Reyes, M. L., Laughton, A. M., Parker, B. J., Wichmann, H., Fan, M., Sok, D., ... & Gerardo, N. M. (2019). The influence of symbiotic bacteria on reproductive strategies and wing polyphenism in pea aphids responding to stress. *Journal of Animal Ecology*, 88(4), 601-611.
- Ricci, C. (2001). Dormancy patterns in rotifers. *Hydrobiologia*, 446(1), 1-11.
- Ricklefs, R. E., & Schluter, D. (Eds.). (1993). *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives* (Vol. 7). Chicago: University of Chicago Press.
- Rilke R. M. Los sonetos de Orfeo. Versión de Jesús Munárriz. Hiperión.
- Ritella, G., Rajala, A., & Renshaw, P. (2020). Using chronotope to research the space-time relations of learning and education: Dimensions of the unit of analysis. *Learning, Culture and Social Interaction*, 100381
- Rivadeneira, D. T., & Recio, J. L. G. (2017). El problema de la continuidad metabólica en criptobiosis y su estudio durante la segunda mitad del siglo XX. *Revista Colombiana de Filosofía de la Ciencia*, 17(34), 75-98.

- Robert, J. S. (2004). *Embryology, epigenesis and evolution: Taking development seriously*. Cambridge University Press.
- Rohwer, F., Seguritan, V., Azam, F., & Knowlton, N. (2002). Diversity and distribution of coral-associated bacteria. *Marine Ecology Progress Series*, 243, 1-10.
- Roldan, E. R., & Teves, M. E. (2020). Understanding sperm physiology: Proximate and evolutionary explanations of sperm diversity. *Molecular and Cellular Endocrinology*, 110980.
- Rosen, R. (1986). On information and complexity. In *Complexity, language, and life: Mathematical approaches* (pp. 174-196). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Rosenberg, E., & Zilber-Rosenberg, I. (2014). *The hologenome concept: human, animal and plant microbiota*. Springer Science & Business Media.
- Rosenberg, E., Koren, O., Reshef, L., Efrony, R. & Zilber-Rosenberg, I. The role of microorganisms in coral health, disease and evolution. *Nat. Rev. Microbiol.* 5, 355–362 (2007).
- Rosin, C. D., & Belew, R. K. (1997). New methods for competitive coevolution. *Evolutionary computation*, 5(1), 1-29.
- Roszbach, S. (2021). *Implications of irradiance for the Red Sea Tridacna giant clam holobiont* (Doctoral dissertation).
- Roughgarden, J. (2019). Holobiont evolution: mathematical model with vertical vs. horizontal microbiome transmission. *Philosophy, Theory, and Practice in Biology*, 12(002).
- Rowe, L., & Ludwig, D. (1991). Size and timing of metamorphosis in complex life cycles: time constraints and variation. *Ecology*, 72(2), 413-427.
- Rowe, M., Veerus, L., Trosvik, P., Buckling, A., & Pizzari, T. (2020). The reproductive microbiome: an emerging driver of sexual selection, sexual conflict, mating systems, and reproductive isolation. *Trends in ecology & evolution*, 35(3), 220-234.
- Ryan, R. P., Germaine, K., Franks, A., Ryan, D. J., & Dowling, D. N. (2008). Bacterial endophytes: recent developments and applications. *FEMS microbiology letters*, 278(1), 1-9.
- Sabelis, M. W., & Bruin, J. (Eds.). (2010). *Trends in acarology: proceedings of the 12th international congress*. Springer Science & Business Media.
- Sackett, T. E., Smith, S. M., & Basiliko, N. (2013). Indirect and direct effects of exotic earthworms on soil nutrient and carbon pools in North American temperate forests. *Soil Biology and Biochemistry*, 57, 459-467.
- Saito, Y. (2005). "The Aesthetics of Weather." *The Aesthetics of Everyday Life*. Andrew Light and Jonathan Smith, eds. New York: Columbia University Press. 156- 176.
- Sakwinska, O., Moine, D., Delley, M., Combremont, S., Rezzonico, E., Descombes, P., ... & Thakkar, S. K. (2016). Microbiota in breast milk of Chinese lactating mothers. *PLoS One*, 11(8), e0160856.
- Säljö, R. (2009). Learning, theories of learning, and units of analysis in research. *Educational psychologist*, 44(3), 202-208.
- Salmon, W. C. (1984). *Scientific explanation and the causal structure of the world*. Princeton University Press.
- Salzman, S., Whitaker, M., & Pierce, N. E. (2018). Cycad-feeding insects share a core gut microbiome. *Biological Journal of the Linnean Society*, 123(4), 728-738.
- Sánchez-Cañizares, C., Jorrín, B., Poole, P. S., & Tkacz, A. (2017). Understanding the holobiont: the interdependence of plants and their microbiome. *Current Opinion in Microbiology*, 38, 188-196.
- Sanchez, M. I., Ponton, F., Schmidt-Rhaesa, A., Hughes, D. P., Misse, D., & Thomas, F. (2008). Two steps to suicide in crickets harbouring hairworms. *Animal Behaviour*, 76(5), 1621-1624.
- Sartwell, C. (1995). *The art of living: aesthetics of the ordinary in world spiritual traditions*. SUNY Press.
- Saul-Gershenz, L. S., & Millar, J. G. (2006). Phoretic nest parasites use sexual deception to obtain transport to their host's nest. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(38), 14039-14044.
- Saulich, A. K. (2010). Long life cycles in insects. *Entomological Review*, 90(9), 1127-1152.
- Schabel, H. G. (1982). Phoretic mites as carriers of entomopathogenic fungi. *Journal of Invertebrate Pathology*, 39(3), 410-412.
- Scharf, M. E., & Peterson, B. F. (2021). A Century of Synergy in Termite Symbiosis Research: Linking the Past with New Genomic Insights. *Annual Review of Entomology*, 66, 23-43.
- Schenk, M., Krauss, J., & Holzschuh, A. (2018). Desynchronizations in bee–plant interactions cause severe fitness losses in solitary bees. *Journal of Animal Ecology*, 87(1), 139-149.
- Schimper, A. F. W. (1883). *Über die entwicklung der chlorophyllkörner und farbkörper*. *Bot Zeit*, 41, 105-112.
- Schmidt-Rhaesa, A., Biron, D. G., Joly, C., & Thomas, F. (2005). Host–parasite relations and seasonal occurrence of *Paragordius tricuspidatus* and *Spiniochordodes tellinii* (Nematomorpha) in Southern France. *Zoologischer Anzeiger-A Journal of Comparative Zoology*, 244(1), 51-57.
- Schneider, E. D., & Kay, J. J. (1994). Life as a manifestation of the second law of thermodynamics. *Mathematical and computer modelling*, 19(6-8), 25-48.
- Schneider, E. D., & Kay, J. J. (1995). Order from disorder: the thermodynamics of complexity in biology. What is life? The next fifty years: Speculations on the future of biology, 161-172.

- Schoener, T. W. (1974a). Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185(4145), 27-39.
- Schoener, T. W. (1974b). The compression hypothesis and temporal resource partitioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 71(10), 4169-4172.
- Schomaker, C. H., & Been, T. H. (1998). The Seinhorst research program. Quantitative studies on the management of potato cyst nematodes (*Globodera* spp) in The Netherlands, 234.
- Schrödinger, E. (1989). *Statistical thermodynamics*. Courier Corporation.
- Schröter Carl, Oskar Kirchner (1902). *Die Vegetation des Bodensees*, 2. Teil. Lindau i. B.: Kommissionsverlag der Schriften des Vereins der Geschichte des Bodensees und seiner Umgebung von Joh. Thom. Stettner
- Schröter, C., & Kirchner, O. (1902). *Bodensee-forschungen*. science, vol 39. Kluwer Academic Publishers, The Netherlands
- Schultz, T. R., & Brady, S. G. (2008). Major evolutionary transitions in ant agriculture. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(14), 5435-5440.
- Schwartz MD (ed) (2003). *Phenology: an integrative environmental science*. Tasks for vegetation science, vol 39. Kluwer Academic Publishers, The Netherlands
- Schwenke W (1953). *Biozönotik und angewandte Entomologie*. Beiträge zur Entomologie 3, Beiheft: 86–162
- Scioscia, N., Beldoménico, P., & Denegri, G. (2016). Contrastación de un Programa de Investigación Científica en Parasitología: los endoparásitos del zorro gris pampeano *Lycalopex gymnocercus*. *Filosofia e História da Biología*, 11(1), 107-120.
- Scott-Phillips T. C., Dickins T. E., West S. A. (2011). 'Evolutionary Theory and the Ultimate–Proximate Distinction in the Human Behavioral Sciences', *Perspectives on Psychological Science*, 6, pp. 38–47.
- Scott-Phillips, T. C., Laland, K. N., Shuker, D. M., Dickins, T. E., & West, S. A. (2014). The niche construction perspective: a critical appraisal. *Evolution*, 68(5), 1231-1243.
- Scudo, F. M., & Ziegler, J. R. (2013). *The golden age of theoretical ecology: 1923–1940* (Vol. 22). Springer Science & Business Media.
- Seeley, T. D. (2019). *The lives of bees: the untold story of the honeybee in the wild*. Princeton University Press.
- Seeman, O. D., & Walter, D. E. (1995). Life history of *Afrocypholaelaps africana* (Evans) (Acari: Ameroseiidae), a mite inhabiting mangrove flowers and phoretic on honeybees. *Australian Journal of Entomology*, 34(1), 45-50.
- Shachak, M., Jones, C. G., & Granot, Y. (1987). Herbivory in rocks and the weathering of a desert. *Science*, 236(4805), 1098-1099.
- Shahal, S., Wurzburg, A., Sibony, I., Duadi, H., Shniderman, E., Weymouth, D., ... & Fridman, M. (2020). Synchronization of complex human networks. *Nature Communications*, 11(1), 1-10.
- Sheppard, L. W., Mechtley, B., Walter, J. A., & Reuman, D. C. (2020). Self-organizing cicada choruses respond to the local sound and light environment. *Ecology and Evolution*, 10(10), 4471-4482.
- Sherman, P. W. (1988). *The levels of analysis*. Animal Behaviour.
- Sherratt, T. N., & Wilkinson, D. M. (2009). *Big questions in ecology and evolution*. Oxford University Press.
- Simberloff, D. S. and Wilson, E. O. (1969). 'Experimental zoogeography of islands: the colonization of empty islands', *Ecology*, 50: 278-295
- Simon, J. C., Marchesi, J. R., Mougel, C., & Selosse, M. A. (2019). Host-microbiota interactions: from holobiont theory to analysis. *Microbiome*, 7(1), 1-5.
- Sinclair, A. R., Gosline, J. M., Holdsworth, G., Krebs, C. J., Boutin, S., Smith, J. N., ... & Dale, M. (1993). Can the solar cycle and climate synchronize the snowshoe hare cycle in Canada? Evidence from tree rings and ice cores. *The American Naturalist*, 141(2), 173-198.
- Siqueiros-Beltrones, D. A., López-Fuerte, F. O. and Gárate-Lizárraga, I. (2005) Structure of diatom assemblages living on prop roots of the red mangrove (*Rhizophora mangle*) from the west coast of Baja California Sur, Mexico. *Pac. Sci.* 59: 79–9
- Skillings, D. (2016). Holobionts and the ecology of organisms: multi-species communities or integrated individuals? *Biology & Philosophy*, 31(6), 875-892.
- Slabbekoorn, H. (2013). Songs of the city: noise-dependent spectral plasticity in the acoustic phenotype of urban birds. *Animal Behaviour*, 85(5), 1089-1099.
- Slatkin, M. (1994). Gene flow and population structure. *Ecological genetics*, 3-17.
- Smith, C., Reichard, M., Jurajda, P., & Przybylski, M. (2004). The reproductive ecology of the European bitterling (*Rhodeus sericeus*). *Journal of Zoology*, 262(2), 107-124.
- Smith, D. C. (1980). Mechanisms of nutrient movement between lichen symbionts. – In: Cook, C. B., Pappas, P. W. and Rudolph, E. D. (eds), *Cellular interactions in symbiosis and parasitism*. Ohio State Univ. Press, pp. 197–227.
- Smith, H., Casal, J. J., & Jackson, G. M. (1990). Reflection signals and the perception by phytochrome of the proximity of neighbouring vegetation. *Plant, Cell & Environment*, 13(1), 73-78.
- Smith, M. A., Rodriguez, J. J., Whitfield, J. B., Deans, A. R., Janzen, D. H., Hallwachs, W., & Hebert, P. D. (2008). Extreme diversity of tropical parasitoid wasps exposed by iterative diversity of tropical parasitoid wasps

- exposed by iterative integration of natural history, DNA barcoding, morphology, and integration of natural history, DNA barcoding, morphology, and collections. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(34), collections. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(34), 12359-12364.
- Smith, R. J., Jovan, S., & McCune, B. (2020). Climatic niche limits and community-level vulnerability of obligate symbioses. *Journal of Biogeography*, 47(2), 382-395.
- Smith, S. E., & Read, D. J. (2010). *Mycorrhizal symbiosis*. Academic press.
- Solomon, M. E. (1943). Tyroglyphid mites in stored products. I. A survey of published information. *Tyroglyphid mites in stored products. I. A survey of published information*.
- Staley, James T., Richard W. Castenholz, Rita R. Colwell, John G. Holt, Matthew D. Kane, Norman R. Pace, Abigail A. Salyers, James M. Tiedje, (1997). *The Microbial World: Foundation of the Biosphere*, Washington, DC: American Academy of Microbiology.
- Stamp, N. E. (1982). Behavioral interactions of parasitoids and Baltimore checkerspot caterpillars (*Euphydryas phaeton*). *Environmental Entomology*, 11(1), 100-104.
- Stanton, D. E., Huallpa-Chávez, J., Villegas, L., Villasante, F., Armesto, J., Hedin, L. O., & Horn, H. (2014). Epiphytes improve host plant water use by microenvironment modification. *Functional Ecology*, 28, 1274–1283.
- Stat M., Baker A. C., Bourne D. G., Correa A. M. S., Forsman Z., Huggett M. J., Pochon X., Skillings D., Toonen R. J., van Oppen M. J. H., Gates R. D. (2012). Molecular delineation of species in the coral holobiont. In: Lesser M (ed) *Advances in marine biology*, vol 63. Academic Press, Amsterdam, pp 1–65
- Stearns, B. P., & Stearns, S. C. (2000). *Watching, from the Edge of Extinction*. Yale University Press.
- Stearns, B. P., & Stearns, S. C. (2010). Still watching, from the edge of extinction. *BioScience*, 60(2), 141-146.
- Stefano M. (2017). *El mundo es vegetal*. Galaxia Gutemberg. Barcelona.
- Steinert, C. (2020) *The Master Singer BIOLOGY & MEDICINE\_Ornithology*. MaxPlanckResearch 53
- Stenuit, B., & Agathos, S. N. (2015). Deciphering microbial community robustness through synthetic ecology and molecular systems synecology. *Current opinion in biotechnology*, 33, 305-317.
- Sterelny K (2005). Made by each other: organisms and their environment. *Biol Philos* 20:21–36
- Sterelny, K. (2003). *Thought in a Hostile World: The Evolution of Human Cognition*, Malden, MA: Blackwell.
- Stotz, K. (2010). Human nature and cognitive–developmental niche construction. *Phenomenology and the Cognitive Sciences*, 9(4), 483-501.
- Stotz, K. (2017). Why developmental niche construction is not selective niche construction: and why it matters. *Interface Focus*, 7(5), 20160157.
- Strogatz, S. (2004). *Sync: The Emerging Science of Spontaneous Order*. Penguin UK.
- Struik, P. C., Yin, X. & Meinke, H. (2008). Neurobiología vegetal e inteligencia vegetal verde: ciencia, metáforas y disparates. *Revista de ciencia de la alimentación y la agricultura*, 88 (3), 363-370.
- Štrus, J., Lapanje, A., Avguštin, G., Rupnik, M., & Drobne, D. (2006). Intestinal microbiota of terrestrial isopods. In *Intestinal microorganisms of termites and other invertebrates* (pp. 115-131). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Stuefer, J. F., Gómez, S., & Van Mólken, T. (2004). Clonal integration beyond resource sharing: implications for defence signalling and disease transmission in clonal plant networks. *Evolutionary Ecology*, 18(5-6), 647-667.
- Stumpf, R. M., Wilson, B. A., Rivera, A., Yildirim, S., Yeoman, C. J., Polk, J. D., ... & Leigh, S. R. (2013). The primate vaginal microbiome: comparative context and implications for human health and disease. *American journal of physical anthropology*, 152, 119-134.
- Suárez, J. (2021). The holobiont/hologenome as a level of selection: An approach to the evolution of multispecies systems. *THEORIA. An International Journal for Theory, History and Foundations of Science*, 36(1), 81-112.
- Suárez, J., & Stencel, A. (2020). A part-dependent account of biological individuality: Why holobionts are individuals and ecosystems simultaneously. *Biological Reviews*, 95(5), 1308-1324.
- Suárez, M. (2010). Scientific representation. *Philosophy Compass*, 5(1), 91-101.
- Suárez, M. (2015). Representation in science. *The Oxford Handbook of Philosophy of Science* Edited by Paul Humphreys.
- Suárez, M. (2019). *Filosofía de la Ciencia: Historia y Práctica*. Tecnos. Madrid.
- Sudhaus, W. (2008). Evolution of insect parasitism in rhabditid and diplogastrid nematodes. *Advances in arachnology and developmental biology*, 12, 143-161.
- Sukhoverkhov, A. V., & Gontier, N. (2021). Non-genetic inheritance: Evolution above the organismal level. *Biosystems*, 200, 104325.
- Sumpter, D. J. (2006). The principles of collective animal behaviour. *Philosophical transactions of the royal society B: Biological Sciences*, 361(1465), 5-22.
- Suppes, P. (1978). "The plurality of science", P. Asquith and I. Hacking, eds, *PSA 1978: Proceedings of the 1978 Biennial Meeting of the Philosophy of Science Association*, vol. 2, East Lansing, MI: Philosophy of Science Association: 3–16

- Susser M (1977). Judgment and causal inference: criteria in epidemiologic studies. *Am J Epidemiol* 105:1–15
- Suutari, M., Majaneva, M., Fewer, D. P., Voirin, B., Aiello, A., Friedl, T., ... & Blomster, J. (2010). Molecular evidence for a diverse green algal community growing in the hair of sloths and a specific association with *Trichophilus welckeri* (Chlorophyta, Ulvophyceae). *BMC evolutionary biology*, 10(1), 1-12.
- Švorcová, J. (2016). Distributed heredity and development: a heterarchical perspective. *Biosemiotics*, 9(3), 331-343.
- Syvanen M, Ducore J. (2010). Whole genome comparisons reveals a possible chimeric origin for a major metazoan assemblage. *J Biol Syst.* 18:261–75.
- Szabó, G., Schulz, F., Toenshoff, E. R., Volland, J. M., Finkel, O. M., Belkin, S., & Horn, M. (2017). Convergent patterns in the evolution of mealybug symbioses involving different intrabacterial symbionts. *The ISME journal*, 11(3), 715-726.
- Szlavec, K., Placella, S. A., Pouyat, R. V., Groffman, P. M., Csuzdi, C., & Yesilonis, I. (2006). Invasive earthworm species and nitrogen cycling in remnant forest patches. *Applied Soil Ecology*, 32(1), 54-62.
- Tan, J., Kelly, C. K., & Jiang, L. (2013). Temporal niche promotes biodiversity during adaptive radiation. *Nature communications*, 4, 2102.
- Tapper, R. (1981). Direct measurement of translocation of carbohydrate in the lichen *Cladonia convoluta*, by quantitative autoradiography. *New Phytol.* 89: 429–437.
- Taylor, T. N., Hass, H., Remy, W., & Kerp, H. (1995). The oldest fossil lichen. *Nature*, 378(6554), 244-244.
- Tebbe, C. C., Czarnetzki, A. B., & Thimm, T. (2006). Collembola as a habitat for microorganisms. In *Intestinal microorganisms of termites and other invertebrates* (pp. 133-153). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Tejedo, M., Marangoni, F., Pertoldi, C., Richter-Boix, A., Laurila, A., Orizaola, G., ... & Gomez-Mestre, I. (2010). Contrasting effects of environmental factors during larval stage on morphological plasticity in post-metamorphic frogs. *Climate research*, 43(1-2), 31-39.
- Ten Brink, H., de Roos, A. M., & Dieckmann, U. (2019). The evolutionary ecology of metamorphosis. *The American Naturalist*, 193(5), E116-E131.
- Terborgh, J. (2012). Enemies maintain hyperdiverse tropical forests. *The American Naturalist*, 179(3), 303-314.
- Theis, K. R., Dheilly, N. M., Klassen, J. L., Brucker, R. M., Baines, J. F., Bosch, T. C., ... & Bordenstein, S. R. (2016). Getting the hologenome concept right: an eco-evolutionary framework for hosts and their microbiomes. *Msystems*, 1(2).
- Theis, K. R., Venkataraman, A., Dycus, J. A., Koonter, K. D., Schmitt-Matzen, E. N., Wagner, A. P., ... & Schmidt, T. M. (2013). Symbiotic bacteria appear to mediate hyena social odors. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(49), 19832-19837.
- Thomas, C. D., Cameron, A., Green, R. E., Bakkenes, M., Beaumont, L. J., Collingham, Y. C., ... & Williams, S. E. (2004). Extinction risk from climate change. *Nature*, 427(6970), 145-148.
- Thomas, F., Schmidt-Rhaesa, A., Martin, G., Manu, C., Durand, P., & Renaud, F. (2002). Do hairworms (Nematomorpha) manipulate the water seeking behaviour of their terrestrial hosts? *Journal of Evolutionary Biology*, 15(3), 356-361.
- Thompson, J. J. (2003) Causation: omissions. *Philos Phenomenol Res* 66:81–103
- Thompson, J. N. (1989). Concepts of coevolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 4(6), 179-183.
- Thompson, J. N. (1994). *The coevolutionary process*. University of Chicago press.
- Thompson, J. N. (1999). Specific hypotheses on the geographic mosaic of coevolution. *the american naturalist*, 153(S5), S1-S14.
- Thompson, J. N. (2005). *The geographic mosaic of coevolution*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Thompson, J. N. (2006). Mutualistic webs of species. *Science*, 312(5772), 372-373.
- Thompson, J. N. (2014). *Interaction and coevolution*. University of Chicago Press.
- Thompson, R.H. (1972) Algae from the hair of the sloth *Bradypus*. *J. Phycol.* 8(Suppl.): 8.
- Thorpe, W. H. (1958). The learning of song patterns by birds, with especial reference to the song of the chaffinch *Fringilla coelebs*. *Ibis*, 100(4), 535-570.
- Tidau, S., & Briffa, M. (2019). Anthropogenic noise pollution reverses grouping behaviour in hermit crabs. *Animal Behaviour*, 151, 113-120.
- Tiffany, M. A. (2011). Epizoid and epiphytic diatoms. In *The diatom world* (pp. 195-209). Springer, Dordrecht.
- Tinbergen, N. (1963). On aims and methods of ethology. *Zeitschrift für tierpsychologie*, 20(4), 410-433.
- Tinbergen, N. (1963). On aims and methods of ethology. *Zeitschrift für tierpsychologie*, 20(4), 410-433.
- Tobler, I. (1983). Effect of forced locomotion on the rest-activity cycle of the cockroach. *Behavioural brain research*, 8(3), 351-360.
- Tomić, T. (2013). False dilemma: A systematic exposition. *Argumentation*, 27(4), 347-368.
- Toth, A. L., & Zayed, A. (2021). The honeybee genome--what has it been good for? *Apidologie*, 1-18.
- Totti, C., Poulin, M., Romagnoli, T., Perrone, C. Pennesi, C. and De Stefano, M. (2009). Epiphytic diatom communities on intertidal seaweeds from Iceland. *Polar Biol.* 32: 1681–1691.

- Toyota, A., Kaneko, N., & Ito, M. T. (2006). Soil ecosystem engineering by the train millipede *Parafontaria laminata* in a Japanese larch forest. *Soil biology and Biochemistry*, 38(7), 1840-1850.
- Travis J., Reznick D., Bassar R. D., López-Sepulcre A., Ferriere R., Coulson T. [2014]: 'Do Eco-Evo Feedbacks Help Us Understand Nature? Answers from Studies of the Trinidadian Guppy', *Advances in Ecology*, 5, pp. 1–40.
- Tremaroli, V., & Bäckhed, F. (2012). Functional interactions between the gut microbiota and host metabolism. *Nature*, 489(7415), 242-249.
- Trewavas, A. (2003). Aspects of plant intelligence. *Annals of botany*, 92(1), 1-20.
- Trewavas, A. (2005). Plant intelligence. *Naturwissenschaften*, 92(9), 401-413.
- Trewavas, A. (2017). The foundations of plant intelligence. *Interface focus*, 7(3), 20160098.
- Truman, J. W., & Riddiford, L. M. (1999). The origins of insect metamorphosis. *Nature*, 401(6752), 447-452.
- Truman, J. W., & Riddiford, L. M. (1999). The origins of insect metamorphosis. *Nature*, 401(6752), 447-452.
- Tucker, M. A., Böhning-Gaese, K., Fagan, W. F., Fryxell, J. M., Van Moorter, B., Alberts, S. C., ... & Bartlam-Brooks, H. (2018). Moving in the Anthropocene: Global reductions in terrestrial mammalian movements. *Science*, 359(6374), 466-469.
- Tumlison, R., & S. E. Trauth (2006). A novel facultative mutualistic relationship between Bufonid tadpoles and flagellated green algae. *Herpetological Conservation Biology* 1: 51-55
- Turnbaugh, P. J., Ley, R. E., Hamady, M., Fraser-Liggett, C. M., Knight, R., Gordon, J. I. (2007). The human microbiome project. *Nature*: 449, 804–810.
- Uller, T. (2012). Parental effects in development and evolution. In: Royle N, Smiseth P, Koʻlliker M (eds.). *Evolution of parental care*. Oxford University Press, Oxford
- Uller, T., & Helanterä, H. (2019). Niche construction and conceptual change in evolutionary biology. *The British Journal for the Philosophy of Science*, 70(2), 351-375.
- Valencia, R., Condit, R. Foster, RB Romoleroux, K. Muñoz, GV . Svenning, J-C . Magard, M. Bass, EC Losos, H. Balslev, (2004) *Forest Diversity and Dynamism: Findings from a Large-Scale Plot Network* , EC Losos, EG Leigh, Eds. (Univ. De Chicago Press): 609–620.
- Valiente-Banuet, A., Aizen, M. A., Alcántara, J. M., Arroyo, J., Cocucci, A., Galetti, M., ... & Zamora, R. (2015). Beyond species loss: the extinction of ecological interactions in a changing world. *Functional Ecology*, 29(3), 299-307.
- van der Valk, A. G. (2011). Origins and development of ecology. In *Philosophy of Ecology* (pp. 25-48). North-Holland.
- Van Nouhuys, S., & Ehrnsten, J. (2004). Wasp behavior leads to uniform parasitism of a host available only a few hours per year. *Behavioral Ecology*, 15(4), 661-665.
- Van Nouhuys, S., & Hanski, I. (2002a). Colonization rates and distances of a host butterfly and two specific parasitoids in a fragmented landscape. *Journal of Animal Ecology*, 71(4), 639-650.
- van Nouhuys, S., & Hanski, I. (2002b). Multitrophic interactions in space: metacommunity dynamics in fragmented landscapes. In *Multitrophic level interactions* (pp. 124-136). Cambridge University Press.
- Van Nouhuys, S., & Lei, G. (2004). Parasitoid–host metapopulation dynamics: the causes and consequences of phenological asynchrony. *Journal of Animal Ecology*, 73(3), 526-535.
- Van Valen, L. (1977). The red queen. *The American Naturalist*, 111(980), 809-810.
- Vandenkoornhuys, P., Quaiser, A., Duhamel, M., Le Van, A., & Dufresne, A. (2015). The importance of the microbiome of the plant holobiont. *New Phytologist*, 206(4), 1196-1206.
- Vandermeer, J., & Perfecto, I. (2018). Ecological complexity in the Rosennean framework. *Ecological Complexity*, 35, 45-50. Véase: <http://www.people.vcu.edu/~mikuleck/rsntpe.html>.
- VanInsberghe D, Arevalo P., Chien D., Polz M. F. (2020). How can microbial population genomics inform community ecology? *Phil. Trans. R. Soc. B* 375, 20190253.
- Vannette, R. L., Gauthier, M. P. L., & Fukami, T. (2012). Nectar bacteria, but not yeast, weaken a plant.
- Vannier, N. (2017). The clonal plant microbiota: assembly rules, heritability and influence on host phenotype (Doctoral dissertation, Université Rennes 1).
- Vannier, N., Bittebiere, A. K., Vandenkoornhuys, P., & Mony, C. (2016). AM fungi patchiness and the clonal growth of *Glechoma hederacea* in heterogeneous environments. *Scientific reports*, 6, 37852.
- Vannier, N., Mony, C., Bittebiere, A. K., Michon-Coudouel, S., Biget, M., & Vandenkoornhuys, P. (2018). A microorganisms' journey between plant generations. *Microbiome*, 6(1), 1-11.
- Vannier, N., Mony, C., Bittebiere, A. K., Theis, K. R., Rosenberg, E., & Vandenkoornhuys, P. (2019). Clonal Plants as Meta-Holobionts. *MSystems*, 4(2).
- Vanschoenwinkel, B., Waterkeyn, A., Vandecaetsbeek, T. I. M., Pineau, O., Grillas, P., & Brendonck, L. U. C. (2008). Dispersal of freshwater invertebrates by large terrestrial mammals: a case study with wild boar (*Sus scrofa*) in Mediterranean wetlands. *Freshwater Biology*, 53(11), 2264-2273.
- Varlet, M., Williams, R., & Keller, P. E. (2020). Effects of pitch and tempo of auditory rhythms on spontaneous movement entrainment and stabilisation. *Psychological research*, 84(3), 568-584.

- Vecchi, M., Newton, I. L., Cesari, M., Rebecchi, L., & Guidetti, R. (2018). The microbial community of tardigrades: environmental influence and species specificity of microbiome structure and composition. *Microbial ecology*, 76(2), 467-481.
- Vecchi, M., Vicente, F., Guidetti, R., Bertolani, R., Rebecchi, L., & Cesari, M. (2016). Interspecific relationships of tardigrades with bacteria, fungi and protozoans, with a focus on the phylogenetic position of *Pyxidium tardigradum* (Ciliophora). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 178(4), 846-855.
- Venail, P. A., Kaltz, O., Olivieri, I., Pommier, T., & Mouquet, N. (2011). Diversification in temporally heterogeneous environments: effect of the grain in experimental bacterial populations. *Journal of evolutionary biology*, 24(11), 2485-2495.
- Vernadsky, V. I. (1926). *Biosfera [Biosphere]*. Hoshymyzdat, Leningrad (in Russian).
- Verschuren, D., Laird, K. R., & Cumming, B. F. (2000). Rainfall and drought in equatorial east Africa during the past 1,100 years. *Nature*, 403(6768), 410-414.
- Videvall, E., Strandh, M., Engelbrecht, A., Cloete, S., & Cornwallis, C. K. (2018). Measuring the gut microbiome in birds: comparison of faecal and cloacal sampling. *Molecular ecology resources*, 18(3), 424-434.
- Vilela, A. A., Del Claro, V. T. S., Torezan-Silingardi, H. M., & Del-Claro, K. (2018). Climate changes affecting biotic interactions, phenology, and reproductive success in a savanna community over a 10-year period. *Arthropod-plant interactions*, 12(2), 215-227.
- Vitzthum, H. G. 1932. *Terrestriche Acarien (under Ausschluss der Oribatiden für Hydrobiologie, Stuttgart. Supl. 9:117*
- Vogl, W., Taborsky, M., Taborsky, B., Teuschl, Y., & Honza, M. (2002). Cuckoo females preferentially use specific habitats when searching for host nests. *Animal Behaviour*, 64(6), 843-850.
- Volterra, V. (1927). *Une théorie mathématique de la lutte pour la vie.*
- Waage, J. K., & Montgomery, G. G. (1976). *Cryptoses choloepi: a coprophagous moth that lives on a sloth.* *Science*, 193(4248), 157-158.
- Waage, J. K., Best, R. C., & Montgomery, G. G. (1985). The evolution and ecology of armadillos, sloths and vermilinguas.
- Wada, H. (2010) *The Development of Birdsong.* *Nature Education Knowledge* 3(10):86
- Waddington, C. H. (1953). Genetic assimilation of an acquired character. *Evolution*, 118-126.
- Waddington, C. H. (1959). Evolutionary systems—animal and human. *Nature*, 183(4676), 1634-1638.
- Wagner, A. (2014). *Arrival of the fittest: solving evolution's greatest puzzle.* Penguin.
- Wagner, M. R., Lundberg, D. S., Coleman-Derr, D., Tringe, S. G., Dangl, J. L., & Mitchell-Olds, T. (2014). Natural soil microbes alter flowering phenology and the intensity of selection on flowering time in a wild *Arabidopsis* relative. *Ecology letters*, 17(6), 717-726.
- Waite, D. W., & Taylor, M. W. (2014). Characterizing the avian gut microbiota: membership, driving influences, and potential function. *Frontiers in microbiology*, 5, 223.
- Wallace S. (2018). *Domination of black, en Poesía Reunida. Edición de Andreu Jaume. Lumen.*
- Wallin, I. E. (1922). A note on the morphology of bacteria symbiotic in the tissues of higher organisms. *Journal of bacteriology*, 7(5), 471.
- Walsh, J. R., Carpenter, S. R., & Vander Zanden, M. J. (2016). Invasive species triggers a massive loss of ecosystem services through a trophic cascade. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(15), 4081-4085.
- Walsh, M. R. (2013). The evolutionary consequences of indirect effects. *Trends in Ecology & Evolution* 28.1: 23-29.
- Walter, D. E., & Proctor, H. C. (1999). *Mites: ecology, evolution, and behaviour.*
- Walter, G. H., & Hengeveld, R. (2014). *Autecology: organisms, interactions and environmental dynamics.* CRC Press.
- Warren, J. E., & Linit, M. J. (1993). Effect of *Monochamus carolinensis* on the life history of the pinewood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus*. *Journal of nematology*, 25(4), 703.
- Watanabe, M., Kikawada, T., Minagawa, N., Yukuhiro, F., & Okuda, T. (2002). Mechanism allowing an insect to survive complete dehydration and extreme temperatures. *Journal of Experimental Biology*, 205(18), 2799-2802.
- Waters, K. (2007). Causes that make a difference. *J Philos CIV:551–579*
- Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck, M. A., & Donoghue, M. J. (2002). Phylogenies and community ecology. *Annual review of ecology and systematics*, 33(1), 475-505.
- Weeks, J. R. (2001). *The shape of space.* CRC press.
- Weinbauer, M. G. & Rassoulzadegan, F. (2004). Are viruses driving microbial diversification and diversity? *Environ. Microbiol:* 61, 1–11.
- Wenny, D. G., & Levey, D. J. (1998). Directed seed dispersal by bellbirds in a tropical cloud forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95(11), 6204-6207.
- Werner, E. E. (1988). Size, scaling, and the evolution of complex life cycles. In *Size-structured populations* (pp. 60-81). Springer, Berlin, Heidelberg.

- Werren, J. H., Baldo, L., & Clark, M. E. (2008). Wolbachia: master manipulators of invertebrate biology. *Nature Reviews Microbiology*, 6(10), 741-751.
- Wertsch, J. V. (1995). The need for action in sociocultural research. *Sociocultural studies of mind*, 56-74.
- West-Eberhard, M. J. (2003). *Developmental plasticity and evolution*. Oxford University Press.
- Wharton, R. A., Marsh, P. M., & Sharkey, M. J. (1997). *Manual of the New World genera of the family Braconidae (Hymenoptera) (No. C/595.79 M35)*. Wharton, R. A., Marsh, P. M., & Sharkey, M. J. (1997). *Manual of the New World genera of the family Braconidae (Hymenoptera) (No. C/595.79 M35)*.
- Wheeler, W. M. (1928). *The Social Insects: Their Origin and Evolution*, Kegan Paul, Trench, Trubner and Co. Ltd. London, xviii.
- Whitehead, A. N. (1919). *An Enquiry Concerning the Principles of Natural Knowledge*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Whitehead, A. N. (1920). *The Concept of Nature*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Whitehead, A. N. (1925). *Science and the Modern World*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Whitehead, A. N. (1929). *Process and Reality: An Essay in Cosmology*. New York: Macmillan.
- Whitfield, J. (2008). Biological theory: Postmodern evolution? *Nature News*, 455(7211), 281-284.
- Whitman, W. (1885). *Hojas de hierba*. Traducción de Borges J. L. editorial Lumen. Barcelona (1991).
- Wilkinson, D. M. (2001). Is local provenance important in habitat creation? *Journal of Applied Ecology*, 38(6), 1371-1373.
- Williams, G. C. (1966). *Adaptation and Natural Selection: A Critique of Some Current Evolutionary Thought* Princeton University Press. Princeton, NJ.
- Williams, G. C. (1992). Gaia, nature worship and biocentric fallacies. *The Quarterly Review of Biology*, 67(4), 479-486.
- Williams, K. S., & Simon, C. (1995). The ecology, behavior, and evolution of periodical cicadas. *Annual review of entomology*, 40(1), 269-295.
- Williams, K. S., & Simon, C. (1995). The ecology, behavior, and evolution of periodical cicadas. *Annual review of entomology*, 40(1), 269-295.
- Wilschut, R. A., & Geisen, S. (2020). Nematodes as Drivers of Plant Performance in Natural Systems. *Trends in Plant Science*.
- Wilson E. O. (1975). *Sociobiology: the new synthesis*. Belknap Press, Cambridge
- Wilson, C. G. (2011). Desiccation-tolerance in bdelloid rotifers facilitates spatiotemporal escape from multiple species of parasitic fungi. *Biological journal of the Linnean Society*, 104(3), 564-574.
- Wilson, E. O. (1971). *The insect societies*. The insect societies.
- Wilson, E. O. (1993). Is humanity suicidal? *Biosystems*, 31(2-3), 235-242.
- Wilson, E. O. 1975. *Sociobiology: The New Synthesis*. Harvard University Press, Cambridge, MA, 697 pp. Pp 25.
- Winogradsky, S. (1949). *Microbiologie du Sol. Problèmes et Méthodes*. Masson, Paris.
- Winogradsky, S. (1952). Sur la classification des bactéries. *Ann Inst Pasteur*82: 125-131
- Woelfle, M. A., Ouyang, Y., Phanvijhitsiri, K., & Johnson, C. H. (2004). The adaptive value of circadian clocks: an experimental assessment in cyanobacteria. *Current Biology*, 14(16), 1481-1486
- Wolf J. B., Wade M. J. (2009). What are maternal effects (and what are they not)? *Phil. Trans. R. Soc. B* 364, 1107-1115. (doi:10.1098/rstb.2008.0238)
- Wolf, A. A., Zavaleta, E. S., & Selmants, P. C. (2017). Flowering phenology shifts in response to biodiversity loss. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(13), 3463-3468.
- Woodger, J. H. (1929a). *Biological Principles: A Critical Study*. London: Routledge & Kegan Paul.
- Woodger, J. H. (1929b). Some Aspects of Biological Methodology. *Proceedings of the Aristotelian Society* (n.s.) 29: 351-8.
- Woodger, J. H. (1930a). The "Concept of Organism" and the Relation Between Embryology and Genetics. Part I. *The Quarterly Review of Biology*, 5(1), 1-22.
- Woodger, J. H. (1930b). The "Concept of Organism" and the Relation Between Embryology and Genetics Part. II. *The Quarterly Review of Biology*, 5(4), 438-463.
- Woodger, J. H. (1931). The "Concept of Organism" and the Relation Between Embryology and Genetics. Part III. *The Quarterly Review of Biology*, 6(2), 178-207.
- Wray G. A., Futuyma D. J., Lenski R. E., Mackay T. F. C., Schluter D., Strassman J. E., Hoekstra H. E. (2014): Does Evolutionary Theory Need a Rethink? No, All Is Well. *Nature*, 514, pp. 161-4.
- Wright, J. S. (2002). Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, 130(1), 1-14.
- Wright, S. (1931). Evolution in Mendelian populations. *Genetics*, 16(2), 97.
- Wrightson, K. (2000). An introduction to acoustic ecology. *Soundscape: The journal of acoustic ecology*, 1(1), 10-13.
- Wujek, D. E. (2013). Epizootic diatoms on the cerci of Ephemeroptera (Caenidae) naiads. *The Great Lakes Entomologist*, 46(1 & 2), 8.

- Xue, H., Zhu, X., Wang, L., Zhang, K., Li, D., Ji, J., ... & Cui, J. (2021). Gut Bacterial Diversity in Different Life Cycle Stages of *Adelphocoris suturalis* (Hemiptera: Miridae). *Frontiers in Microbiology*, 12, 1258.
- Yang, L. H. (2012). The ecological consequences of insect outbreaks. *Insect Outbreaks Revisited: John Wiley & Sons, Ltd*, 197-218.
- Yeoman, C. J., Chia, N., Yildirim, S., Miller, M. E. B., Kent, A., Stumpf, R., ... & Wilson, B. A. (2011). Towards an evolutionary model of animal-associated microbiomes. *Entropy*, 13(3), 570-594.
- Yoda, K. (1963). Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions (Intraspecific competition among higher plants. XI). *J. Inst. Polytech. Osaka City Univ. Ser. D.*, 14, 107-129.
- Yong, Ed. (2017). *Yo contengo multitudes. Debate. Barcelona*
- Yong, H. S., Song, S. L., Chua, K. O., & Lim, P. E. (2017). High diversity of bacterial communities in developmental stages of *Bactrocera carambolae* (Insecta: Tephritidae) revealed by Illumina MiSeq sequencing of 16S rRNA gene. *Current microbiology*, 74(9), 1076-1082.
- Yoshimura, J., Hayashi, T., Tanaka, Y., Tainaka, K. I., & Simon, C. (2009). Selection for prime-number intervals in a numerical model of periodical cicada evolution. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 63(1), 288-294.
- Zamkovaya, T., Foster, J. S., de Crécy-Lagard, V., & Conesa, A. (2021). A network approach to elucidate and prioritize microbial dark matter in microbial communities. *The ISME Journal*, 15(1), 228-244.
- Zettler, E. R., Mincer, T. J., & Amaral-Zettler, L. A. (2013). Life in the “plastisphere”: microbial communities on plastic marine debris. *Environmental science & technology*, 47(13), 7137-7146.
- Zhao, C., Zhao, H., Zhang, S., Luo, J., Zhu, X., Wang, L., ... & Cui, J. (2019). The developmental stage symbionts of the pea aphid-feeding *Chrysoperla sinica* (Tjeder). *Frontiers in microbiology*, 10, 2454
- Zhao, L., Zhang, S., Wei, W., Hao, H., Zhang, B., Butcher, R. A., & Sun, J. (2013). Chemical signals synchronize the life cycles of a plant-parasitic nematode and its vector beetle. *Current Biology*, 23(20), 2038-2043.
- Zilber-Rosenberg, I., Rosenberg, E. (2008). Role of microorganisms in the evolution of animals and plants: the hologenome theory of evolution. *FEMS Microbiol Reviews*, 32, 723-735

Sitios web:

- Chakravartty, Anjan, "Scientific Realism", *The Stanford Encyclopedia of Philosophy* (Summer 2017 Edition), Edward N. Zalta (ed.).  
<https://plato.stanford.edu/archives/sum2017/entries/scientific-realism>
- Frigg, Roman and James Nguyen, "Scientific Representation", *The Stanford Encyclopedia of Philosophy* (Spring 2020 Edition), Edward N. Zalta (ed.).  
<https://plato.stanford.edu/archives/spr2020/entries/scientific-representation>
- Gamble, J. *Life in Circadia* by Jessa Gamble. Published by Aeon on: 2nd June 2016.  
<https://aeon.co/essays/soon-we-will-see-chrono-attached-to-every-form-of-medicine>.
- Weisstein, E.W. "Klein Bottle". From *MathWorld—A Wolfram Web Resource*. (Accessed on 8 May 2020).  
<http://mathworld.wolfram.com/KleinBottle.html>