

Endosimbiosis versus selección natural: un falso dilema en la educación

Endosymbiosis versus natural selection: un falso dilema en la educación

Leonardo González Galli ^a, Santiago Ginnobili ^b

^a Instituto de Investigaciones CeFIEC, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Argentina; ^b Centro de Estudios de Filosofía e Historia de la Ciencia, Universidad Nacional de Quilmes, Universidad de Buenos Aires, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Argentina.

Resumen. Seleccionar los modelos científicos a enseñar es una tarea difícil. En el caso de la Biología Evolutiva existe un complicado panorama debido a los numerosos modelos desarrollados con posterioridad a la teoría sintética de la evolución. En este contexto, es habitual que desde la divulgación se presente la endosimbiosis como una modificación revolucionaria contraria al darwinismo. Desde este punto de vista, el darwinismo supondría una visión de la naturaleza centrada principalmente en la competencia. La endosimbiosis mostraría, en contraposición, la importancia de la cooperación. En este trabajo cuestionaremos esta imagen, frecuente entre el profesorado, y mostraremos cómo, de hecho, la correcta caracterización de la endosimbiosis presupone la visión darwiniana de la naturaleza, siendo ambas teorías complementarias. Finalmente, extraeremos las consecuencias didácticas de nuestro enfoque.

Palavras-chave:

Enseñanza, Teoría de la selección natural, Teoría Endosimbiótica, Competencia.

Submetido em

07/03/2025

Aceito em

04/09/2025

Publicado em

24/11/2025

Abstract. Selecting scientific models to teach is a difficult task. In the case of evolutionary biology there is a complicated panorama due to the numerous models developed after the synthetic theory of evolution. In this context, it is common for endosymbiosis to be presented as a revolutionary modification contrary to Darwinism. From this point of view, Darwinism would imply a view of nature centred mainly on competition. Endosymbiosis would show, in contrast, the importance of cooperation. In this paper we will question this image, which is common among teachers, and we will show how, in fact, the correct characterisation of endosymbiosis presupposes the Darwinian view of nature, both theories being complementary. Finally, we will draw the didactic consequences of our approach.

Keywords: Teaching,

Natural selection theory, Endosymbiotic theory, Competition.

Introducción

En un conocido texto, Stephen Jay Gould (1976) señalaba los innumerables intentos infructuosos de entierros prematuros del darwinismo. Desde aquellos años, la tendencia a considerar los enfoques darwinianos superados no ha disminuido. Esta retórica no forma parte únicamente del escenario político antidarwiniano (incluyendo la oposición de inspiración religiosa), sino que, en muchos casos, también está presente en el discurso con el que la misma comunidad de biólogos/as evolutivos/as exponen sus ideas (ver, por ejemplo, Rose y Okley (2007)). Sin embargo, esta retórica antidarwiniana no se corresponde con el consenso científico, de acuerdo con el cual la selección natural sigue siendo la principal - aunque, desde ya, no la única- teoría de la Biología Evolucionista (Futuyma & Kirkpatrick, 2018; Ridley, 2004).

Por otra parte, el profesorado de ciencias naturales siempre se muestra preocupado por la “actualización” de la enseñanza, esto es, por el hecho de que las ciencias enseñadas no se distancien demasiado de las ciencias “eruditas” de referencia. Se trata de una preocupación fundamentada (Chevallard, 2005) porque, aunque dichas ciencias no constituyan el único referente para la enseñanza (Astolfi, 2001), sin dudas son uno de los más importantes. Además, la vertiginosa producción de nuevos conocimientos científicos fomenta la percepción del profesorado de que los contenidos enseñados se desactualizan rápidamente. Sin embargo, para que esta preocupación de lugar a una revisión adecuada de la enseñanza es condición necesaria que el profesorado tenga una idea realista y fundamentada de cuál es la situación en la ciencia “erudita”. La construcción de esa perspectiva se ve dificultada por la ya mencionada velocidad en la producción de conocimientos, pero también por el modo en que dichos conocimientos son divulgados. En este sentido, por ejemplo, es frecuente que los/as propios/as científicos/as exageren el carácter novedoso y heterodoxo de sus ideas (Intemann, 2022), y que los/as divulgadores/as científicos/as introduzcan diversos sesgos a la hora de comunicar al público general estos avances (Ortín & Uranga, 2021).

La Biología Evolutiva no es la excepción en relación con el panorama descrito, y, como comentáramos, es apenas exagerado decir que casi toda novedad en esta área es presentada como un desarrollo alternativo a y superador del darwinismo (González Galli & Meinardi, 2013; Futuyma, 2017; Svensson, 2023). Esta tendencia puede observarse tanto en el ámbito de la divulgación (véase el caso de Sampedro, 2002, que analizaremos más adelante) como en el académico (ver, por ejemplo, Koonin (2009)). Como consecuencia, la tendencia a considerar que el darwinismo está superado, o al menos relegado a un segundo plano, se encuentra ampliamente difundida entre profesores/as de Biología.

Un ejemplo claro y actual de la mencionada tendencia, para el ámbito de la Biología Evolucionista, puede verse en el caso de la epigenética, esto es, la investigación sobre los factores y procesos que afectan la expresión de los genes. La retórica revolucionaria con que los avances en esa área se presentan en el ámbito de la divulgación se evidencian ya desde los títulos de los libros, por ejemplo, “Epigenética. La ciencia que cambiará tu vida” (de Rosnay, 2019), “Epigenética. Más allá del genoma. La cara desconocida del ADN que redefine la biología. Cómo y por qué cambia la expresión de los genes” (Berdasco, 2024), “La revolución epigenética” (Carey, 2011), “Más allá del ADN. La revolución epigenética” (Moléculas narradas, 2023). Más específicamente, con frecuencia se afirma que los avances en la investigación en relación con la herencia epigenética son revolucionarios en el sentido de que cuestionan el darwinismo, presuntamente por reivindicar el lamarckismo. Aunque dicha interpretación es muy cuestionable (ver Deichmann, 2016; Godfrey-Smith, 2007; Haig, 2007) es muy frecuente tanto en textos técnicos (por ejemplo, Gissis y Jablonka (2011)) como de divulgación (por ejemplo, Jablonka y Lamb (2013)). Un panorama semejante se presenta desde hace años en relación con la endosimbiosis, tema de este escrito.

Según argumentaremos, ese discurso según el cual existen alternativas superadoras al darwinismo padece de dos problemas complementarios: por un lado, suele implicar una tergiversación del darwinismo, por otro, una exageración del carácter revolucionario de las nuevas ideas. Así, la herencia exclusivamente genética, la metáfora del árbol de la vida, la

selección natural como mecanismo exclusivo de evolución, son diferentes ideas atribuidas (inadecuadamente) a Darwin o al darwinismo, y los descubrimientos que sofistican tales ideas, como la herencia epigenética, la transmisión horizontal de genes, otros mecanismos evolutivos, son presentados en muchos casos como el abandono del darwinismo. Entre estas ideas supuestamente antidarwinianas se encuentra la endosimbiosis. El descubrimiento de que diferentes organelos de la célula eucariota fueron alguna vez bacterias independientes posteriormente fagocitadas por una célula ancestral y que terminaron viviendo en ella cumpliendo funciones fundamentales, en simbiosis con su hospedador, es presentado una y otra vez como una refutación del egoísmo, la competencia y otras ideas con connotaciones negativas señaladas como centrales para el darwinismo, y también como originadas directamente de las ideas capitalistas del siglo XIX. Tal como mostraremos, esta perspectiva sobre el cuadro de situación en la Biología Evolutiva (BE en adelante), según el cual el darwinismo habría sido reemplazado (o la menos desplazado a un lugar marginal) por nuevas teorías antidarwinianas, resulta inadecuada, razón por la cual la calificaremos de “mito”. Se trata, además, de un mito con importantes implicancias en relación con la enseñanza de la BE. En efecto, este mito podría influir en cómo el profesorado de Biología concibe el “estado del arte” en la BE y, por lo tanto, en qué recorte de contenidos lleva a cabo y en cómo transpone esos contenidos cuando planifica la enseñanza. Es por ello por lo que consideramos necesario revisar críticamente la perspectiva en cuestión, lo que constituye el principal objetivo de este trabajo. Con tal fin, en este trabajo presentaremos la teoría de la endosimbiosis para luego caracterizar el mito. A continuación, analizaremos el rol de la noción de competencia en la teoría de la selección natural (TSN en adelante) (ofreceremos tanto un análisis sobre el rol de dicho concepto en la historia como en la versión actual de la teoría) y la relación entre esta y la teoría de la endosimbiosis (ES en adelante). Finalmente, discutiremos las implicancias didácticas de estos análisis.

Resulta importante señalar que discutir la naturaleza revolucionaria de la teoría de Margulis, respecto al darwinismo, no implica restarle originalidad ni méritos. Se trata de una teoría sorprendente que cambia nuestra perspectiva de cómo funciona la evolución en muchos casos. Pero, como trataremos de mostrar, no se trata de un descubrimiento que socava al darwinismo, sino, por el contrario, de una aplicación sorprendente y valiosa de dicho marco.

Endosimbiosis

Antes de esbozar los fundamentos de la teoría de la ES¹, hoy ampliamente aceptada, sobre el origen endosimbótico de mitocondrias y plástidos, conviene definir algunos términos clave según las acepciones más utilizadas en la Biología actual (Futuyma & Kirkpatrick, 2018). En general, el término “simbiosis” se refiere a asociaciones íntimas –con alto nivel de interdependencia– entre individuos de diferentes especies, asociaciones que pueden ser

¹ La historia del concepto de endosimbiosis es compleja (ver Gontier, 2016), y aunque la idea tiene antecedentes lejanos, corresponde a Margulis el mérito de lograr su aceptación en la década de 1970. Margulis presentó por primera vez su hipótesis en 1967 (Sagan, 1967) y luego expandió su enfoque en numerosos trabajos posteriores (Margulis, 1991, 1998, 2010, Margulis y Fester, 1991, Margulis y Sagan, 2002). Para la enseñanza de estos contenidos es especialmente valiosa la síntesis histórica que ofrecen Álvarez Soria y Lozano (2020).

parasíticas (cuando uno de los participantes ve incrementado su fitness mientras que el del otro participante se ve reducido), mutualistas (cuando ambos participantes ven incrementado su fitness), o comensalistas (cuando un participante ve incrementado su fitness mientras que para el otro no hay impacto en su fitness). El concepto de “endosimbiosis” abarca casos particulares de simbiosis en los cuales uno de los simbioses vive dentro del cuerpo del otro (Garg et al., 2016).

Este tipo de interacción parece haber jugado un rol central en el origen de las células eucariotas. Según una hipótesis hoy ampliamente aceptada, las mitocondrias y los plástidos derivan de bacterias de vida libre (proteobacterias y cianobacterias, respectivamente) que inicialmente fueron ingeridas por las células precursoras de los eucariotas (arqueobacterias). Posteriormente, esas bacterias lograron sobrevivir como endosimbiontes dentro de las células hospedadoras, y la relación evolucionó hacia una forma mutualista para dar origen a las células eucariotas en las que mitocondrias y cloroplastos terminaron funcionando como organelos de las células hospedadoras. Los cloroplastos de algunos eucariotas unicelulares actuales (por ejemplo, euglénidos y dinoflagelados) son resultado de una “endosimbiosis secundaria”, es decir, derivan de una simbiosis entre un alga (producto de la “simbiosis primaria”) y otra célula eucariota. En algunos casos se postula incluso que algunos tipos de algas son producto de una “simbiosis terciaria”. Es por ello por lo que la teoría de Margulis es denominada en ocasiones como “teoría de la endosimbiosis serial” (Garg et al., 2016). Más allá de los complejos detalles de estas hipótesis, la idea principal es que nuevas formas de vida surgieron por la asociación endosimbiótica mutualista de tipos de células preexistentes. El caso del origen endosimbiótico de mitocondrias y plástidos es ampliamente aceptado en la comunidad científica, mientras que las hipótesis sobre el origen endosimbiótico postulado por Margulis para otras estructuras celulares, tales como el undulipodio², gozan de poco apoyo o son, por el momento, polémicas (Garg et al., 2016). Margulis desarrolló un marco teórico más general que asigna un rol central a la simbiosis en la evolución, proponiendo otros conceptos como el de “holobionte”³, referido al conjunto del hospedador y sus simbioses, que no solo se entiende como una unidad fisiológica sino también evolutiva (O’Malley, 2015), y el de “simbiogénesis”, referido al rol central de la simbiosis, en tanto mecanismo evolutivo, en la mayoría de las grandes innovaciones evolutivas (Aanen & Egleton, 2017; Suárez, 2018).

Habiendo presentado la idea básica de la endosimbiosis caracterizaremos el mito sobre lo que dicha teoría implica en relación con el darwinismo.

El mito

Tal como mencionamos, Margulis no se limitó a defender la hipótesis del origen endosimbiótico de mitocondrias y plástidos, sino que desarrolló un amplio marco teórico que

² Se conoce como “undulipodio” el flagelo o cilio de las células eucariotas (aunque a veces se establecen distinciones entre estos términos, en el contexto de este trabajo pueden considerarse sinónimos).

³ En realidad, el concepto de “holobionte” fue propuesto en 1943 por el biólogo alemán Adolf Meyer-Abich antes de que Margulis lo retomara (Baedke, Fábregas-Tejeda y Nieves Delgado, 2020).

incluyó la propuesta del origen simbiótico de otros organelos y que otorgó a la simbiosis una importancia central en la evolución. En este contexto propuso incluso un nuevo concepto de especie basado en la combinación de genomas presentes en los organismos (Margulis & Sagan, 2002). Muchas de sus propuestas fueron y son muy polémicas (ver O'Malley, 2015)⁴. En este artículo no pretendemos abordar dichos debates, basta para nuestros fines señalar que la hipótesis del origen endosimbiótico de mitocondrias y cloroplastos es ampliamente aceptada, y aquí nos interesa poner en discusión las implicancias didácticas de ciertas interpretaciones muy difundidas sobre dicha hipótesis.

Asumiendo que las interacciones simbióticas implicadas en estos eventos fueron de tipo mutualista, y considerando que el mutualismo es –por definición– una interacción positiva, muchos/as autores/as señalan que esto supone una contradicción con el darwinismo y con la TSN. Esa conclusión se basa en el supuesto de que la selección implica *necesariamente* interacciones de tipo negativo, en el marco de una “lucha por la existencia”, y especialmente la competencia. Además, muchas veces se menciona la endosimbiosis como un “mecanismo evolutivo”. Con frecuencia también se afirma que, a diferencia de la selección, este mecanismo sería no-gradual.

En conjunto, esta interpretación viene a decir que Margulis propuso un nuevo mecanismo evolutivo (la endosimbiosis mutualista) que, por estar basado en una interacción positiva, y por ser no-gradual, resultaría alternativo y contradictorio con la selección natural, siendo que esta última implicaría necesariamente relaciones competitivas y sería gradual. También podría considerarse parte del mito la hipótesis de que la causa de la centralidad que los científicos ortodoxos otorgan a la TSN se explicaría principalmente por razones no epistémicas, más específicamente, por la sintonía con la ideología capitalista, siendo que esta última supondría una naturalización del individualismo y de las relaciones de competencia. No analizaremos aquí en qué medida la propia Margulis pensaba de este modo, aunque es claro que en algunos de sus escritos fomentó interpretaciones como estas. Lo que nos interesa es que de este mito participan muchos biólogos/as, divulgadores/as, docentes e investigadores/as en didáctica de la Biología, lo que, inevitablemente, podría tener un impacto apreciable en cómo se enseña BE en distintos niveles educativos. A continuación, analizaremos algunos textos que ilustran el mito.

Por ejemplo, en un texto escrito por una bióloga y una filósofa (Caula & Caula, 2024), y sintomáticamente titulado “Más Margulis, menos Darwin”, se afirma que las ideas propuestas por Margulis “(...) contradecían el muy difundido paradigma evolutivo de la 'sobrevivencia del más apto', basado en El origen de las especies, de Charles Darwin, como mecanismo de la evolución”. Como adelantamos, es frecuente que en estos alegatos se expliciten las aristas ideológicas presuntamente asociadas a las teorías en pugna. En este sentido, Caula y Caula agregan:

⁴ Si tomamos como indicadores del consenso científico los libros de texto más utilizados a nivel internacional (Futuyma & Kirkpatrick, 2018; Herron & Freeman, 2014; Ridley, 2004) en la formación de biólogos/as, resulta claro que la única propuesta de Margulis ampliamente aceptada es aquella sobre el origen endosimbiótico de mitocondrias y plástidos.

La teoría evolucionista de Charles Darwin surgió en la Inglaterra del siglo XIX, en plena Revolución industrial y la consolidación del modelo capitalista, en los cuales encajó perfectamente⁵ la idea de que la evolución es producto de una selección natural a través de la competencia feroz entre individuos. (...) Pero el auge contemporáneo de populismos y autoritarismos, y la destrucción medioambiental del planeta, nos lleva a preguntarnos si no entendimos a medias la evolución: más que la competencia, sobrevivimos por la cooperación. (Caula & Caula, 2024).

En otro texto de divulgación podemos leer que

(...) Su teoría [la de Margulis], la cual postulaba la cooperación como uno de los principales motores de la evolución en una de las etapas más tempranas de la historia de la vida en la Tierra, chocaría de frente con los enfoques tradicionales darwinianos, que en un plano opuesto postulaban la supervivencia del más apto. (Rodríguez, 2024).

En la misma línea, Serrano (2024) afirma que

(...) Quienes se consideran herederos de Darwin establecen que el proceso de selección natural sólo actúa sobre individuos que han sufrido una mutación genética. Para ellos, la evolución se manifiesta en pequeñas variaciones sucesivas hasta que los cambios son de tal magnitud que originan una nueva especie. Margulis, por el contrario, demostró que el paso más importante dado por la evolución desde el origen mismo de la vida, el nacimiento de la célula con núcleo, no se dio a base de mutaciones, sino por absorción de genomas enteros. En la vida, defendía, la cooperación es más importante que la competencia. (Serrano, 2024).

En un sentido semejante, el biólogo Javier Sampedro (2002, p. 35) afirma que el origen de la célula eucariota constituye una de varias transiciones evolutivas "(...) aparentemente bruscas, sin evidencias de transición gradual, sin intermediarios que tengan representantes actuales (...)" y que estos casos "son justamente la bestia negra del darwinismo". Según Sampedro (2002), Margulis aportó

(...) Una explicación científica mucho más sensata, lúcida y creativa que la que se ha empeñado en sostener la ortodoxia darwinista durante los últimos 35 años, pese a tener la solución, publicada por Margulis en 1967, literalmente delante de sus narices. La ortodoxia se ha resistido con uñas y dientes –en gran medida sigue resistiéndose– a aceptar la teoría de Margulis por el sencillo hecho de que no encaja con sus prejuicios darwinistas. (p. 35)

Resulta un aspecto curioso y reiterado del mito la afirmación de que la teoría de Margulis sigue siendo resistida cuando, al menos en su aplicación a mitocondrias y plástidos, hace años que es totalmente aceptada. Sampedro (2002) también se encarga de explicitar que la teoría de Margulis implica la irrelevancia de la TSN:

(...) la célula eucariota no es el producto del gradualismo darwiniano más o menos matizado por una o dos simbiosis marginales: la célula eucariota es el producto de la simbiosis y punto. La selección natural cumple un mero papel de ajuste después de que el hecho crucial, la simbiosis, hubiera creado ya una célula eucariota con todos sus componentes esenciales. La idea no supone una modificación menor del mecanismo darwinista, sino un mecanismo radicalmente nuevo y distinto. La fuerza evolutiva que generó a la célula eucariota no fue la

⁵ Sin negar los vínculos históricos entre la ideología capitalista y la SN (Muñoz, 2008), cabe señalar aquí que las evidencias históricas no parecen avalar la idea de ese "encaje perfecto", ya que la idea de selección natural fue fuertemente resistida antes de la consolidación de "Síntesis", a tal punto fue así que los historiadores de la Biología hablan de un período de "eclipse del darwinismo" (Bowler, 1985, 2005).

selección natural, sino la simbiosis, la suma constructiva de funciones complejas y completas –bacterias enteras, de hecho– previamente existentes. (p. 40).

Insistiendo en esta línea argumental, este autor agrega que “En el modelo de Margulis, un organismo adquiere una nueva función compleja por el simple prospecto de comprarla cuando ya está entera y acabada. No puede haber una diferencia más fundamental entre las dos ideas (...)” (Sampedro, 2002, p. 41).

Los textos citados hasta aquí han sido escritos por biólogos/as, filósofos/as y periodistas, pero en todos los casos se trata de textos periodísticos o de divulgación. Aunque este tipo de interpretaciones son mucho menos frecuentes en textos más técnicos (lo que, según interpretamos, evidencia su divergencia con respecto al consenso científico actual), no están totalmente ausentes. Por ejemplo, en un libro de texto de Biología introductorio para el nivel universitario, muy utilizado en Latinoamérica, se dice que

Lynn aportó una mirada diferente sobre la evolución al hacer énfasis en el papel de los procesos asociativos y simbióticos en el origen de las novedades evolutivas, en contraste con la visión clásica que destaca a la competencia y la selección natural como motores de la evolución. (Curtis et al., 2022, pp. 579-580).

Nótese que en este último párrafo se sugiere que la simbiosis sería tanto un mecanismo de producción de novedades evolutivas como un “motor” de la evolución, es decir, un mecanismo de cambio evolutivo y, como veremos, la no distinción entre estos dos aspectos del proceso evolutivo es fuente de importantes confusiones.

En cuanto a textos técnicos de Didáctica de la Biología, también se trata de un área en la que son escasas las expresiones del mito. Un ejemplo lo constituye Chaves Mejía (2012), que sostiene las ideas básicas del mito. En la fundamentación de una propuesta didáctica, García Uruburu y Ortega Ceballos (2018), caracterizan la teoría de Margulis a partir de entrevistas realizadas a la microbióloga. Con base en dicho análisis, sostienen que –en contraste con el neodarwinismo– la teoría en cuestión sería no gradualista y que la presencia de genes citoplasmáticos sería “(...) una idea no muy acorde con los pensamientos de los neodarwinistas” (p. 66).

En, resumen, en nuestra búsqueda de expresiones del mito en la literatura hemos encontrado innumerables ejemplos en el ámbito de la divulgación y el periodismo científicos. Menos frecuentes son los ejemplos en libros técnicos de Biología, de Filosofía de la Biología o de Didáctica de la Biología. Significativamente, no hemos encontrado ni una expresión del mito en libros de texto específicos sobre BE.

Como queda claro, los/as autores/as que interpretan la propuesta de la ES como contraria al darwinismo lo hacen, principalmente, por asumir que la TSN supone que la competencia es un factor *necesario* para la selección natural. Tal como adelantamos, la defensa del mito se basa con frecuencia en una mala caracterización del darwinismo, por lo que en la siguiente sección analizaremos qué rol cumple la competencia en la TSN.

El rol de la competencia en la TSN

Perspectiva histórica

Como hemos visto, parte de lo que caracterizamos como un mito implica señalar que en la evolución darwiniana por selección natural la competencia cumple un papel esencial. ¿Es esta afirmación adecuada? La respuesta requiere explicitar adecuadamente qué entendemos por “competencia”. Pues, existe un sentido general en el cual una visión competitiva de la naturaleza, a la que Darwin se refiere con la expresión “lucha por la existencia”, es efectivamente un componente esencial al darwinismo, en un sentido específico que discutiremos ahora.

Para presentar adecuadamente este punto es necesario volver la mirada a la imagen de la naturaleza característica de enfoques predarwinianos, especialmente los de la teología natural (aunque esta concepción puede encontrarse en otros enfoques, en la teología natural el punto se vuelve más claro). El movimiento de la teología natural entendía la estructura y función de los rasgos de los organismos en base al plan de creación divino. El diseño óptimo de tales rasgos brindaba evidencia de diseño inteligente por parte de una divinidad. En muchos casos, si nos centramos en la atribución funcional –independiente del origen de los rasgos–, las atribuciones funcionales realizadas por los teólogos naturales no son diferentes de las de Darwin ni de las actuales. Pero en otros casos, la atribución funcional difiere notablemente. Por ejemplo, para los teólogos naturales la función principal de los frutos es alimentar a los animales y la función de las flores es embellecer la creación. Todas estas funciones tienen en común presuponer algún tipo de economía natural relacionada con el plan de creación, y organismos y sus rasgos cobran sentido en este marco (Caponi, 2011; Ginnobili, 2022). En la propuesta darwiniana, en la que el mecanismo principal evolutivo (aunque no el único) es la selección natural, esta concepción de la economía natural no es posible. La selección natural fue propuesta por Darwin, principalmente, para dar cuenta del origen evolutivo de los rasgos funcionales. Pero la selección natural beneficia rasgos que mejoran el éxito reproductivo del portador de tales rasgos. Darwin tenía claro este punto, y en diversas partes de su obra afirma que de encontrarse un rasgo que beneficia exclusivamente a otra especie su teoría quedaría refutada (p.e. Darwin, 1859, p. 201). Es por eso por lo que modifica profundamente la atribución funcional previa. Los frutos tienen la función de esparcir semillas, las flores no están para embellecer la creación, sino para propiciar la fecundación cruzada.

Es en ese sentido en que debe interpretarse la relevancia de la noción de “lucha por la existencia” en la obra darwiniana. Esta noción, que Darwin toma de Malthus, es un ejemplo de orden surgido por la interacción entre los organismos y no en relación con un plan general que regula externamente las relaciones interespecíficas. La invitación de Darwin de entender “lucha por la existencia” en sentido general y metafórico (Darwin, 1859, pp. 62-63), implica extender esta visión a casos en los que, estrictamente hablando, no existe competencia por recursos escasos (volveremos más adelante sobre este punto) y a considerarla como la idea de trasfondo para pensar las relaciones ecológicas. Esa “lucha por la existencia” entendida de modo general (en contraposición con la economía natural predarwiniana) es el marco sobre

el cual se realizan las atribuciones funcionales. En esta visión de la naturaleza darwiniana el orden no viene impuesto desde afuera, sino que surge de la interacción entre individuos que “luchan” (no necesariamente entre sí, como exige la competencia propiamente dicha sino también contra el clima, la escasez de alimentos, etc.) por mejorar su propio éxito reproductivo.

Así como en el mundo de la teología natural el egoísmo y la maldad eran anómalos –requerían explicaciones que permitan una creación imperfecta de un creador bondadoso y perfecto (Blanco, 2008)–, en el mundo darwiniano la anomalía se encuentra constituida por el altruismo (Dugatkin, 2007; Sober & Wilson, 2000). Resulta tentador establecer relaciones entre esta visión del equilibrio natural y la defendida por los teóricos de la mano invisible⁶. Pero debe entenderse que el hecho de que el altruismo requiera explicaciones especiales en el marco del darwinismo no implica que la cooperación y las relaciones simbióticas sean anómalas. Más aún, esta visión de la naturaleza, que sigue imperando en la biología actual, resulta fundamental para la correcta conceptualización de los fenómenos simbióticos. Esto se debe a que la razón por la cual observamos asociaciones mutualistas (incluyendo las simbióticas) es que dichas asociaciones confieren a sus participantes alguna ventaja en relación con algún factor ambiental (que no necesariamente implica competencia en sentido estricto) que reduce sus probabilidades de sobrevivir y reproducirse, y este razonamiento solo tiene sentido en el marco de una visión general de la naturaleza en la que los organismos están en continua “lucha” contra los innumerables factores hostiles del mundo. Además, se puede agregar que la distinción entre los diferentes tipos de relaciones mutualistas se hace apelando a la noción de *fitness*, provista por el marco darwiniano. El vínculo entre el darwinismo y la correcta presentación de las relaciones mutualistas es conceptual.

El rol de la competencia en la teoría de la selección natural actual

En la sección anterior explicamos el sentido en el cual la “lucha por la existencia” resulta (en sentido amplio) intrínseca a la visión darwiniana de la naturaleza. Esta visión de la naturaleza no fue revisada por los teóricos de la endosimbiosis sino, por el contrario, es condición de posibilidad de la correcta caracterización de los fenómenos simbióticos. El principal objetivo de esta sección es mostrar que la competencia, en el sentido en el que habitualmente se utiliza el término en la ecología, no es parte de la TSN o, para decirlo de otro modo, que, de acuerdo con la teoría sintética estándar, la evolución por selección natural puede tener lugar en ausencia de competencia. Esta conclusión es importante porque, como vimos, el argumento según el cual la ES sería contraria a la TSN se basa principalmente en el supuesto de que esta última presupone *necesariamente* interacciones de competencia.

Antes de analizar las caracterizaciones habituales de la TSN conviene explicitar el significado técnico del término “competencia”. Dado que se trata de un tipo de interacción, el tema es principalmente abordado en el ámbito de la Ecología. Por lo tanto, recurriremos a algunos de

⁶ Aunque no podemos profundizar esta cuestión aquí, creemos que es importante señalar que sin dudas las ideologías (y otros factores no epistémicos) influyen en la ciencia, pero también es importante entender que esas relaciones no son lineales (Alexander & Numbers, 2010; Ruse, 2016).

los libros de texto universitarios de Ecología más utilizados para caracterizarlo. De acuerdo con uno de dichos textos, “La competencia es una interacción entre individuos, provocada por una necesidad compartida de un recurso y conduciendo a una reducción en la supervivencia, crecimiento y/o reproducción de al menos algunos de los individuos competidores involucrados” (Begon et al., 2006, p. 132).

Asociado al concepto de competencia está el de “recurso limitante”, que se refiere a un recurso compartido que es escaso, de modo tal que la presencia de uno de los competidores tiene un impacto negativo en el *fitness* de los demás debido al acceso reducido al recurso en cuestión. Según otro texto clásico (Relyea & Ricklefs, 2018), la competencia puede definirse como una interacción negativa entre individuos de la misma especie (competencia intraespecífica) o de dos especies diferentes (competencia interespecífica) que dependen del mismo recurso limitante para sobrevivir, crecer y reproducirse.

Una evidencia de que la competencia no es parte de la TSN es que dicho concepto no aparece en la mayoría de las presentaciones formales de la teoría. Por ejemplo, según el libro de texto *Evolution* (Ridley, 2004) la selección tiene lugar cuando se cumplen las siguientes condiciones: reproducción, herencia, variación interindividual intrapoblacional, y variación en el *fitness* de los individuos según el estado del carácter analizado. Según este texto, “Si se cumplen las condiciones para cualquier propiedad de una especie, automáticamente resulta la selección natural. Y si alguna no se cumple, no es así.” (Ridley, 2004, p. 74). Similar es el tratamiento del tema en el libro *Evolutionary analysis* (Herron & Freeman, 2014), según el cual la TSN puede presentarse como un “un breve conjunto de postulados y una consecuencia que se sigue si los postulados son verdaderos” (Herron & Freeman, 2014, p. 77). Los postulados en cuestión serían que los individuos dentro de una población difieren entre sí, que esas diferencias son –al menos en parte– heredables, que algunos individuos son más exitosos que otros en la supervivencia y reproducción, y que los individuos más exitosos lo son como consecuencia de las variaciones de los rasgos que han heredado y que, a su vez, heredarán a sus descendientes.

Como puede observarse, no hay en estas presentaciones mención alguna a la competencia. La clave aquí es que el nexo entre las variantes heredables presentes en la población y el *fitness* diferencial está dado por ciertas interacciones ecológicas. Es decir, lo que explica que ciertos individuos tengan un mayor éxito reproductivo que otros es que tienen un mejor desempeño en relación con algún componente de su entorno que limita su supervivencia y/o reproducción, lo que implica ciertas interacciones ecológicas. El punto es que dichas interacciones pueden ser de muchos tipos, siendo la competencia solo una de entre muchas posibles relaciones bióticas, y pudiendo incluso estar involucrada solo una relación con factores abióticos (por ejemplo, en la selección de pelaje grueso en función de las bajas temperaturas).

A partir de las reconstrucciones formales de la TSN debidas a filósofos de la Biología (por ejemplo, Diéguez, 2012; Ginnobili, 2018; Rosenberg & McShea, 2008) también se concluye que la competencia, en el sentido presentado, no es parte esencial de la teoría.

Si nos centramos en los ejemplares de aplicación de la teoría veremos que no en todos los casos existe competencia por un recurso limitante. Curiosamente, el que tal vez sea el ejemplo

más utilizado para introducir la teoría, el caso del denominado “melanismo industrial”, no implica de hecho interacciones competitivas. En ese ejemplo paradigmático se analiza la evolución del color en una población polillas, siendo el factor selectivo depredadores que se guían visualmente (aves). El resultado adaptativo es el color críptico de las polillas: negro cuando los troncos sobre los que viven estaban oscurecidos por el hollín, blanco cuando dichos troncos eran claros. En dicho ejemplo, los individuos con mayor éxito reproductivo son aquellos que, por confundirse con el color del sustrato, tienen menos probabilidades de ser vistos por los depredadores. No hay en este caso relaciones de competencia involucradas: ¿cuál sería el recurso limitante? La única manera de entender esto como un caso de competencia es adoptando un concepto extremadamente amplio, según el cual se podría interpretar, por ejemplo, que las polillas compiten por no convertirse en víctimas de las aves.⁷ Sin embargo, es bastante evidente que ese no es el concepto de competencia utilizado en Biología, y que semejante interpretación resulta muy forzada (y, hasta donde sabemos, nadie la ha propuesto y defendido). Consideremos otro caso. Imaginemos unas pocas semillas que llegan a una isla recientemente emergida por actividad volcánica. Es en estas condiciones cuando la competencia es menos intensa. Esas pocas semillas están muy dispersas y ninguno de los recursos resulta limitante. Aun así, en ausencia de competencia, cualquier mutación de haga que alguna planta sea más eficaz para convertir los recursos en semillas viables iniciará un proceso de selección a favor de dicha variante heredable. Finalmente, la idea de recurso limitante ni siquiera es constitutiva de la TSN como era pensada por el mismo Darwin, quien, como veíamos, explícitamente sostiene que la expresión debe entenderse en sentido metafórico.

Aunque resulta claro a la luz de estos análisis que la TSN no implica competencia en el sentido señalado, es importante reconocer y tener presente que el modo en que muchas veces se presenta informalmente la teoría enfatiza el rol de la competencia. Este sesgo en la comunicación podría atribuirse a varias razones. La primera, atendible desde el punto de vista teórico, es que, en efecto, la competencia es una interacción muy frecuente en la naturaleza (Begon et al., 2006), por lo que, probablemente, toda población natural esté sometida a procesos selectivos relacionados con la competencia. Por supuesto, esto no implica que en todo caso de selección esté involucrada alguna relación de competencia. La segunda, podría tener que ver con que el equilibrio en la naturaleza fuertemente basado en la “lucha por la existencia” podría ser descrito de manera laxa, y no en el sentido técnico antes tratado, como una competencia por el éxito reproductivo. Finalmente, quizás pueda apelarse al componente ideológico señalado en el mito. Puede ser que el centramiento en la competencia a la hora de exponer la selección natural se encuentre asociado a los sesgos ideológicos de quienes escriben de ese modo, que viven en una sociedad capitalista en la que

⁷ En Ecología se habla también de “competencia por espacio libre de depredadores” o “competencia aparente”. Estas denominaciones se refieren al efecto negativo que, en un sistema formado por dos especies de presas que comparten un depredador, cada especie de presa tiene sobre la otra. Como el depredador se beneficia de consumir cada presa, indirectamente eso perjudica a la otra. Dado que la competencia propiamente dicha se define como una interacción negativa, la interacción mediada por un depredador compartido es análoga porque también en este último caso ambos participantes se perjudican (Begon et al., 2006). Sin embargo, este concepto no se aplica al caso del “melanismo industrial” porque se refiere a casos de competencia interespecífica, mientras que la competencia pertinente en la selección natural es la intraespecífica. Por otro lado, el adjetivo “aparente” deja claro que esta noción no coincide con la clásica de competencia.

el individualismo y las interacciones competitivas se exageran, y se consideran “naturales” e inevitables. Este sesgo en la retórica darwiniana, especialmente en la divulgación, es notorio desde tiempos de Darwin. Como sea, es importante no confundir esta retórica con el contenido de la teoría en sí. Hay que distinguir entre la idea de que la ES incompatible con TSN y la afirmación, más débil, de que la retórica con la que suele presentarse la TSN debe ser mejorada. Bajo nuestro punto de vista la segunda de las afirmaciones tiene sentido, pero la primera es inadecuada.

Relación entre endosimbiosis y selección natural

En este apartado discutiremos los vínculos entre TSN y ES. Nuestra intención es mostrar que ES y TSN no sólo no son incompatibles, sino que, en algún sentido, la ES requiere de la TSN para lograr dar cuenta de los procesos evolutivos.

En primer lugar, habitualmente, quienes sostienen el mito sugieren que la asociación simbiótica ha sido “la clave del éxito” de nuevas formas de vida. Técnicamente, esa afirmación supone postular que dichas asociaciones son adaptativas. Existe un amplio consenso en que la TSN constituye la única explicación disponible satisfactoria de la adaptación (Ridley, 2004). En este punto es necesario aclarar la distinción entre mecanismos de generación de variantes heredables (que luego sirven de insumo para la evolución) y mecanismos evolutivos (que cambian la frecuencia de las diferentes variantes heredables dentro de una población). De acuerdo con esta distinción, la ES podría verse como un mecanismo de generación de variantes heredables, como es el caso de las mutaciones genéticas y la recombinación sexual, pero no como un mecanismo evolutivo por sí misma. Esta distinción ayuda a comprender y refuerza la complementariedad entre ambas teorías, ya que eventos tales como el origen de la célula eucariota serían resultado de que las variantes de las bacterias de vida libre que tendían a establecer la asociación endosimbiótica habrían tenido un mayor *fitness* que aquellas variantes que tendían a conservar el estilo primigenio de vida libre.

En segundo lugar, en la simbiogénesis los organismos participantes adquieren de modo súbito adaptaciones complejas. Por lo tanto, la existencia previa de adaptaciones complejas sería una condición de posibilidad para la ocurrencia posterior de la endosimbiosis y la simbiogénesis. Y, nuevamente, la única explicación disponible para esas adaptaciones previas es la TSN. En relación con este punto resulta clarificadora una analogía propuesta por Maynard Smith y Szathmáry (2001) quienes, en su libro sobre las grandes transiciones en la historia de la vida, dicen sobre la endosimbiosis:

(...) Es importante no malinterpretar su papel. Ni exagerarlo. Lynn Margulis (...) ha afirmado a veces que la simbiosis es la fuente principal de novedad evolutiva, y que la selección natural ha sido de importancia menor. Esto es inaceptable. La simbiosis es importante porque ambos socios aportan algo. (...) La motocicleta es una simbiosis entre la bicicleta y el motor de combustión interna. Funciona perfectamente (...) pero alguien tuvo que inventar la bicicleta y el motor de combustión interna. La simbiosis no es una alternativa a la selección natural; más bien es al revés: necesitamos una explicación darwiniana de la simbiosis. (p. 167).

En tercer lugar, incluso quienes expresan el mito reconocen que la selección realiza una “sintonía fina” tras el establecimiento de la asociación endosimbiótica. Esa expresión, podría

ser leída como otorgando a la selección un rol menor. Sin embargo, cabe argumentar que no es lo mismo una relación endosimbiótica entre dos células procariotas que una célula eucariota. Es decir, aunque el límite sea difuso, ese tipo de organismo que llamamos célula eucariota presenta rasgos derivados de la acumulación de numerosos cambios adaptativos posteriores a la simbiosis primaria, de modo que decir que la selección se limitó a un mero ajuste de detalles resulta, al menos, arbitrario. Este último análisis permite también cuestionar la interpretación según la cual la ES y la simbiogénesis constituirían procesos no graduales. De acuerdo con lo dicho, los rasgos adaptativos aportados por cada simbiote (por ejemplo, el metabolismo fotosintético) tienen que haber surgido gradualmente mediante selección antes de la simbiosis. Además, el posterior refinamiento adaptativo del holobionte también tendría lugar de un modo gradual darwiniano. Así, el único evento “no gradual” sería el establecimiento de la simbiosis primaria. Pero ese reconocimiento de ningún modo permite afirmar (como hace Sampedro) que el origen de la célula eucariota fue, en su totalidad, no gradual (Lane, 2016).

Implicancias didácticas

La implicancia educativa más evidente e inmediata derivada de los análisis previos se relaciona con la naturaleza de los modelos de BE que resultarían de una transposición didáctica adecuada (Astolfi, 2001; Chevallard, 2005). La conclusión más obvia es que no estaría justificado definir dos modelos, uno neodarwiniano (con la selección natural como idea central) y otro “marguliano” (con la endosimbiosis y la simbiogénesis como ideas centrales), y presentarlos al estudiantado como alternativos y contrarios. Por el contrario, el desafío es definir modelos de ciencia escolar que reflejen el consenso actual en la BE, lo que, de acuerdo con lo argumentado en las secciones previas, supone integrar ambos modelos. Sin dudas, hay mucho margen sobre cómo concretar esta tarea. Desde el punto de vista de la modelización escolar se espera que los estudiantes construyan progresivamente modelos más complejos y abstractos, cada vez con más poder explicativo (Jiménez-Tenorio et al., 2022). En este sentido, un enfoque posible es que la enseñanza busque inicialmente que el estudiantado construya algo parecido a la teoría sintética para luego complejizar dicho marco teórico agregando los modelos de la teoría endosimbiótica serial. Desde este enfoque, la introducción del modelo de Margulis podría justificarse a partir de analizar problemas que no admitieran una explicación desde un enfoque neodarwiniano clásico. El caso paradigmático para este análisis sería, desde luego, el origen de mitocondrias y plástidos. El modelo de Margulis no vendría a reemplazar a la TSN sino a complementarla para ofrecer una explicación más satisfactoria. Este es, de hecho, el enfoque que en general parecen adoptar los textos en los que aparece la teoría de Margulis ya que, como señalamos oportunamente, los libros técnicos no expresan el mito sino esta perspectiva “integracionista” que estamos proponiendo aquí.

Una segunda cuestión que consideramos interesante es utilizar este debate para abordar en las aulas la naturaleza de la ciencia (Adúriz-Bravo, 2005). Por supuesto, se puede trabajar, desde la perspectiva de género, la cuestión de la incidencia que factores no epistémicos, como los sesgos sexistas (Lires et al., 2003), puedan haber tenido en la historia de la teoría. El caso

también sirve para analizar con los/as estudiantes la cuestión de cómo saber “qué dice la ciencia” sobre cierto asunto. En relación con esta cuestión, el análisis comparativo entre el discurso presente en el ámbito de divulgación y los libros de texto universitarios puede ser de gran valor. Una idea clave sobre esto es la importancia de distinguir sobre qué modelos e ideas hay consenso en la ciencia y sobre qué puntos persiste el debate (Korfmacher et al., 2024). El caso también se presta para analizar la relación entre ciencia e ideología (Alexander & Numbers, 2010), ya que, aun habiendo rechazado la idea de que la TSN se basa en o supone necesariamente una idea de competencia especialmente acorde con la ideología capitalista, hemos reconocido que la retórica en ámbitos de divulgación, e incluso en ámbitos más técnicos, podría estar efectivamente sesgada en esa dirección.

También cabe analizar el problema que nos ocupa desde el punto de vista de las metáforas y analogías (González Galli, 2023). El discurso científico (incluso en su versión más técnica) está plagado de términos y conceptos metafóricos (Aubusson et al., 2006; Reynolds, 2022). De hecho, los términos utilizados para hacer referencia a las interacciones ecológicas, tales como “competencia”, “mutualismo” y demás, son –al menos en su origen– traslaciones analógicas en las que el campo fuente son las relaciones humanas (Olson et al., 2019). Aunque luego se hayan construido versiones técnicas de estos términos, nunca se puede afirmar que el tráfico de significados y valores asociado a la metáfora original se haya anulado totalmente. Los/as científicos/as construyen las metáforas que utilizan a partir de la cultura de la que forman parte, lo que podría explicar por qué, dado el mencionado contexto ideológico capitalista dominante, la metáfora de la competencia resulta más tentadora que sus alternativas a la hora de divulgar la TSN. Este es un punto interesante para abordar en las aulas, ya que las metáforas constituyen un vehículo privilegiado por el cual los valores no epistémicos influyen en el quehacer científico (Reynolds, 2022).

Conclusiones

Nuestro interés en dilucidar las cuestiones conceptuales relacionadas con el “mito” se basa en que es probable que el mismo tenga un impacto apreciable en las concepciones sobre el “estado del arte” en el público general, incluidos/as estudiantes y profesores/as de Biología. Aunque sería necesario evaluar empíricamente estas hipótesis, hay motivos para pensar que son razonables. En relación con los/as estudiantes, hay evidencias de que las fuentes extraescolares de información influyen significativamente en la formación de sus ideas (Corbelle Cao & Domínguez Castiñeiras, 2016; Falk & Dierking, 2010; Ferguson et al., 2022). En el caso de los docentes, nuestra experiencia en formación del profesorado de Biología sugiere que muchos/as participan del mito, lo que resulta consistente con la hipótesis de que sus concepciones se ven fuertemente influidas por fuentes de divulgación más que técnicas. En cualquier caso, creemos que la amplia presencia del mito en los medios de divulgación justifica su análisis crítico. Por estas razones sugerimos que sería deseable que en la formación de dicho profesorado se abordara este caso que, como mostramos en la sección anterior, permitiría abordar varios temas relevantes, tanto de Biología Evolutiva como de naturaleza de la ciencia.

Finalmente, queremos mencionar futuras líneas de investigación que sería deseable llevar adelante para profundizar estos análisis y, sobre todo, para diseñar estrategias de enseñanza que tiendan a mejorar el aprendizaje de la BE en todos los niveles educativos. En primer lugar, creemos que sería interesante indagar las concepciones del profesorado de Biología en relación con este tema y las fuentes de información que influyen en las mismas. Dicha investigación permitiría evaluar con rigor la hipótesis que aquí asumimos en relación el impacto del mito en el profesorado. También sería útil diseñar materiales de enseñanza que sirvan para el abordaje de este tema en distintos niveles educativos, y evaluar su impacto en los aprendizajes. Esto implicaría, entre otras tareas, una presentación rigurosa desde el punto de vista de la naturaleza de la ciencia de cómo Margulis logró la aceptación de la hipótesis del origen endosimbiótico de plástidos y mitocondrias. Esto supondría, por ejemplo, la identificación de los factores epistémicos (por ejemplo, objeciones atendibles en relación con las evidencias) y no epistémicos (por ejemplo, los prejuicios sexistas) que jugaron un rol en dicha historia. Finalmente, creemos que sería fructífero indagar también algunos aspectos de las concepciones del estudiantado sobre naturaleza de la ciencia que no son los tópicos más estudiados, entre ellos, el carácter perspectivista de los modelos científicos (Giere, 2006), una idea clave para comprender que la ES y la TSN son más complementarias que alternativas. Este último punto es importante ya que el modo en que se presentan con frecuencia al público general los debates científicos pareciera basarse en el supuesto de que una buena teoría debe ser capaz de explicar todos los aspectos de los fenómenos estudiados, olvidando que las teorías y/o modelos científicos colaboran de modos complejos para dar cuenta de diferentes facetas de los fenómenos a los que se aplican.

Esperamos que los análisis ofrecidos en este trabajo contribuyan a estimular estas y otras indagaciones que aporten a una mejora en la enseñanza de la BE en la enseñanza general y, especialmente, en el profesorado de Biología.

Agradecimientos

Los autores agradecen a la Universidad de Buenos Aires y a la Universidad Nacional de Quilmes, proyectos PUNQ 2288/22 (Universidad Nacional de Quilmes, Argentina), UBACyT 20020220200100B (Universidad de Buenos Aires, Argentina), y UBACyT 20020220400219BA (Universidad de Buenos Aires, Argentina), por el apoyo financiero a esta investigación.

Los autores agradecen a Gabriela Alberoni por la revisión editorial del texto.

Referencias

- Aanen, D., & Eggleton, P. (2017). Symbiogenesis: Beyond the endosymbiosis theory? *Journal of Theoretical Biology*, 434, 99–103. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2017.08.001>
- Adúriz-Bravo, A. (2005). *Una introducción a la naturaleza de la ciencia*. Fondo de Cultura Económica.
- Alexander, D., & Numbers, R. (Eds.). (2010). *Biology and ideology from Descartes to Dawkins*. The University of Chicago Press. <https://doi.org/10.7208/chicago/9780226608426.001.0001>
- Álvarez Soria, J., & Lozano, E. (2020). Análisis histórico-epistemológico preliminar sobre el modelo de endosimbiosis para enseñar biología celular y naturaleza de la ciencia al profesorado. *Jornadas de Epistemología e Historia de la Ciencia*, 89–97.

- Astolfi, J. (2001). *Conceptos clave en la didáctica de las disciplinas*. Díada.
- Aubusson, P., Harrison, A., & Ritchie, S. (2006). *Metaphor and analogy in science education*. Springer.
- Baedke, J., Fábregas-Tejeda, A., & Nieves Delgado, A. (2020). The holobiont concept before Margulis. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 334(3), 149–155. <https://doi.org/10.1002/jez.b.22931>
- Begon, M., Townsend, C., & Harper, J. (2006). *Ecology: From individuals to ecosystems*. Wiley-Blackwell.
- Berdasco, N. (2024). *Epigenética. Más allá del genoma. La cara desconocida del ADN que redefine la biología. Cómo y por qué cambia la expresión de los genes*. Guadalmazán.
- Blanco, D. (2008). La naturaleza de las adaptaciones en la teología natural británica: Análisis historiográfico y consecuencias metateóricas. *Ludus Vitalis*, 16(30), 3–26.
- Bowler, P. (1985). *El eclipse del darwinismo. Teorías evolucionistas antidarwinistas en las décadas en torno a 1900*. Labor.
- Bowler, P. (2005). Revisiting the eclipse of Darwinism. *Journal of the History of Biology*, 38(1), 19–32. <https://doi.org/10.1007/s10739-004-6507-0>
- Caponi, G. (2011). *La segunda agenda darwiniana. Contribución preliminar a una historia del programa adaptacionista*. Centro de Estudios Filosóficos, Políticos y Sociales Vicente Lombardo Toledano.
- Carey, N. (2011). *La revolución epigenética. De cómo la biología moderna está reescribiendo nuestra comprensión de la genética, la enfermedad y la herencia*. Biblioteca Buridán.
- Caula, S., & Caula, S. (2024, julio 18). Más Margulis, menos Darwin. *The New York Times en Español*. <https://www.nytimes.com/es/2021/07/18/espanol/opinion/pandemia-cooperacion.html>
- Chaves Mejía, G. (2012). ¿Es la endosimbiosis seriada una alternativa a la teoría sintética de la evolución? Implicaciones epistemológicas y didácticas. *Bio-grafía: Escritos sobre la biología y su enseñanza*, 5(9), 67–79.
- Chevallard, Y. (2005). *La transposición didáctica. Del saber sabio al saber enseñado*. Apique.
- Corbelle Cao, J., & Domínguez Castiñeiras, J. (2016). Ideas de los alumnos sobre radiactividad al finalizar la enseñanza secundaria obligatoria y su relación con los libros de texto y la prensa: Un estudio de caso. *Enseñanza de las Ciencias*, 34(3), 113–142. <https://doi.org/10.5565/rev/ensciencias.1959>
- Curtis, H., Barnes, N., Schnek, A., & Massarini, A. (2022). *Biología en contexto social*. Editorial Médica Panamericana.
- De Rosnay, J. (2019). *Epigenética. La ciencia que cambiará tu vida*. Ariel.
- Darwin, C. (1859). *On the origin of species by means of natural selection*. John Murray.
- Deichmann, U. (2016). Why epigenetics is not a vindication of Lamarckism – and why that matters. *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 57, 80–82. <https://doi.org/10.1016/j.shpsc.2016.04.004>
- Diéguez, A. (2012). *La vida bajo escrutinio. Una introducción a la filosofía de la biología*. Buridán.
- Dugatkin, L. (2007). *Qué es el altruismo. La búsqueda científica del origen de la generosidad*. Katz.
- Falk, J., & Dierking, L. (2010). The 95 percent solution. *American Scientist*, 98(6), 486–493.
- Ferguson, D., Abele, J., Palmer, S., Willis, J., McDonald, C., Messer, C., Lindberg, J., Ogden, T., Bailey, E., & Jensen, J. (2022). Popular media and the bombardment of evolution misconceptions. *Evolution: Education and Outreach*, 15(19). <https://doi.org/10.1186/s12052-022->
- Futuyma, D. (2017). Evolutionary biology today and the call for an extended synthesis. *Interface Focus*, 7, 20160145. <https://doi.org/10.1098/rsfs.2016.0145>
- Futuyma, D., & Kirkpatrick, M. (2018). *Evolution* (4th ed.). Oxford University Press.
- García Uruburu, A., & Ortega Ceballos, D. (2018). Margulis y la evolución: Una perspectiva más allá de Darwin. En H. Cabrera Castillo (Comp.), *Educación en biología. Aportes de estudios históricos al diseño de unidades didácticas* (pp. 61–80). Universidad del Valle.

- Garg, S., Zimorski, V., & Martin, W. (2016). Endosymbiotic theory. En R. Clima (Ed.), *Encyclopedia of evolutionary biology* (pp. 511–517). Elsevier.
- Giere, R. (2006). *Scientific perspectivism*. The University of Chicago Press.
- Ginnobili, S. (2018). *La teoría de la selección natural. Una exploración metacientífica*. Universidad Nacional de Quilmes Editorial.
- Ginnobili, S. (2022). Darwinian Functional Biology. *Theoria*, 37(2), 233-255.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1387/theoria.22645>
- Gissis, S., & Jablonka, E. (2011). *Transformations of Lamarckism: From subtle fluids to molecular biology*. MIT Press.
- Godfrey-Smith, P. (2007). Is it a revolution? (Symposium paper on Jablonka and Lamb's *Evolution in four dimensions*). *Biology and Philosophy*, 22, 429–437. <https://doi.org/10.1007/s10539-007-9062-1>
- Gontier, N. (2016). History of symbiosis. En R. Clima (Ed.), *Encyclopedia of evolutionary biology* (pp. 261–271). Elsevier.
- González Galli, L. (2023). Analogías y enseñanza de la genética y la biología evolucionista. Enseñanza de las Ciencias. *Revista de investigación y experiencias didácticas*, 41(1), 63-78.
<https://doi.org/10.5565/rev/ensciencias.5615>
- González Galli, L. y Meinardi, E. (2013). ¿Está en crisis el darwinismo? Los nuevos modelos de la biología evolutiva y sus implicaciones didácticas. *Didáctica de las Ciencias Experimentales y Sociales*, 27, 219-234. <https://doi.org/10.7203/dces.27.2458>
- Gould, S. J. (1976). Darwin's untimely burial. *Natural History*, 85(October), 24–30.
- Haig, D. (2007). Weismann rules! OK? Epigenetics and the Lamarckian temptation. *Biology & Philosophy*, 22, 415–428. <https://doi.org/10.1007/s10539-006-9033-y>
- Herron, J., & Freeman, S. (2014). *Evolutionary analysis* (5th ed.). Pearson.
- Intemann, K. (2022). Understanding the problem of “hype”: Exaggeration, values, and trust in science. *Canadian Journal of Philosophy*, 52(3), 279–294. <https://doi.org/10.1017/can.2020.45>
- Jablonka, E., & Lamb, M. J. (2013). *Evolución en cuatro dimensiones: Genética, epigenética, comportamientos y variación simbólica en la historia de la vida*. Capital Intelectual.
- Jiménez-Tenorio, L., Aragón-Méndez, M., & Oliva, J. (Coords.). (2022). *Modelizar en las clases de ciencias: Actividades y recursos útiles para la enseñanza y aprendizaje con modelos*. Octaedro.
- Koonin, E. (2009). The origin at 150: Is a new evolutionary synthesis in sight? *Trends in Genetics*, 25(11), 473–475. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2009.09.007>
- Korfmacher, I., Hammann, M., & Konnemann, C. (2024). The role of consensus messaging in teaching evolution. *International Journal of Science Education*, 1–20.
<https://doi.org/10.1080/09500693.2024.2400724>
- Lane, N. (2016). *La cuestión vital: ¿Por qué la vida es como es?* Ariel.
- Lires, A., Nuño, M., & Solsona, N. (2003). *Las científicas y su historia en el aula*. Síntesis. Margulis, L. (1991). Symbiogenesis and symbiogenesis. En L. Margulis & L. Fester (Eds.), *Symbiosis as a source of evolutionary innovation* (pp. 1–14). MIT Press.
- Margulis, L. (1998). *The symbiotic planet: A new look at evolution*. Weidenfeld & Nicolson.
- Margulis, L. (2010). Symbiogenesis: A new principle of evolution. Rediscovery of Boris Mikhaylovich Kozo-Polyansky (1890–1957). *Paleontological Journal*, 44(12), 1525–1539.
<https://doi.org/10.1134/S0031030110120087>
- Margulis, L., & Fester, R. (1991). *Symbiosis as a source of evolutionary innovation: Speciation and morphogenesis*. MIT Press.
- Margulis, L., & Sagan, D. (2002). *Acquiring genomes: A theory of the origin of species*. Basic Books.
- Maynard Smith, J., & Szathmáry, E. (2001). *Ocho hitos de la evolución: Del origen de la vida a la aparición del lenguaje*. Tusquets.

- Moléculas Narradas (Ed.). (2023). *Más allá del ADN: La revolución epigenética: Desde mecanismos celulares hasta factores ambientales: Cómo la epigenética moldea nuestro destino biológico y las implicaciones para la salud, el comportamiento y el futuro de la investigación*. Moléculas Narradas.
- Muñoz, J. (2008). El concepto darwiniano de escasez: La extensión de la ideología. En J. Llorente, R. Ruíz, G. Zamudio, & R. Noguera (Eds.), *Fundamentos históricos de la biología* (pp. 617–639). Universidad Nacional Autónoma de México.
- O'Malley, M. A. (2015). Endosymbiosis and its implications for evolutionary theory. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(33), 10270–10277. <https://doi.org/10.1073/pnas.1421389112>
- Olson, M., Arroyo-Santos, A., & Vergara-Silva, F. (2019). User's guide to metaphors in ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 34(7), 605–615. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.03.001>
- Ortín, T., & Uranga, A. (2021). Errores y sensacionalismo en la divulgación científica. *Investigación y Ciencia*, 535, 34–41.
- Relyea, R., & Ricklefs, R. (2018). *Ecology: The economy of nature* (8th ed.). W. H. Freeman.
- Reynolds, A. (2022). *Understanding metaphors in the life sciences*. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781108938778>
- Ridley, M. (2004). *Evolution* (3rd ed.). Blackwell.
- Rodríguez, H. (2024, julio 18). Lynn Margulis, la bióloga que reinterpretó la evolución. *National Geographic España*. https://www.nationalgeographic.com.es/ciencia/lynn-margulis-biologa-que-reinterpreto-evolucion_19600
- Rose, M., & Oakley, T. (2007). The new biology: Beyond the Modern Synthesis. *Biology Direct*, 2(1), 30. <https://doi.org/10.1186/1745-6150-2-30>
- Rosenberg, A., & McShea, D. (2007). *Philosophy of biology: A contemporary introduction*. Routledge.
- Ruse, M. (2016). Creencias y biología evolutiva: Cómo la ideología puede representar diferentes posturas sociales a partir de la ciencia. *Mètode: Revista de difusió de la investigació*, 90, 50–57. <https://doi.org/10.7203/metode.7.7611>
- Sagan, L. (1967). On the origin of mitosing cells. *Journal of Theoretical Biology*, 14(3), 255–274. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(67\)90079-3](https://doi.org/10.1016/0022-5193(67)90079-3)
- Sampedro, J. (2002). *Deconstruyendo a Darwin. Los enigmas de la evolución a la luz de la nueva genética*. Crítica.
- Serrano, S. (2024, julio 18). La mujer que revolucionó a Darwin. Heterodoxa y luchadora, Margulis planteó una alternativa al neodarwinismo. *Público*. <https://www.publico.es/ciencias/mujer-revoluciono-darwin.html>
- Sober, E., & Wilson, D. S. (2000). *El comportamiento altruista: Evolución y psicología*. Siglo Veintiuno Editores.
- Suárez, J. (2018). The importance of symbiosis in philosophy of biology: An analysis of the current debate on biological individuality and its historical roots. *Symbiosis*, 76, 77–96. <https://doi.org/10.1007/s13199-018-0556-1>
- Svensson, E. (2023). The structure of evolutionary theory: Beyond neo-Darwinism, neo-Lamarckism and biased historical narratives about the Modern Synthesis. En T. Dickins & B. Dickins (Eds.), *Evolutionary biology: Contemporary and historical reflections upon core theory* (Vol. 6, pp. 173–217). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-031-22028-9_11