



UNIVERSIDAD
DE SANTIAGO
DE CHILE



Gustavo Caponi

gustavoandrescaponi@gmail.com

Departamento de Filosofía

Universidade Federal de Santa Catarina

<https://orcid.org/0000-0002-3975-8367>

Artículo recibido: 25 de enero de 2022

Artículo aceptado: 16 de mayo de 2022

Artículo publicado: 31 de julio de 2022



[CC BY, Gustavo Caponi, 2022]

Artículo de Investigación

<https://doi.org/10.35588/cc.v3i1.5385>

¿La transferencia genética horizontal, la simbiogénesis, la especiación por hibridación y la introgresión traen realmente dificultades para la concepción cladogenética de la evolución?

Do Horizontal Gene Transfer, Symbiogenesis, Speciation by Hybridization and Introgression Really Bring Difficulties for the Cladogenetic Conception of Evolution?

Resumen

En los últimos años, algunos autores han venido sosteniendo que la validez de la representación arborescente del patrón filético generado por la evolución está siendo menoscabada por el reconocimiento del impacto evolutivo que tendrían la transferencia genética horizontal (TGH), la simbiogénesis, la especiación por hibridación y la introgresión. Esa concepción o representación cladogenética de la evolución sólo nos dejaría ver un aspecto parcial de las relaciones de filiación que conectan a los diferentes linajes de seres vivos; ocultando otro aspecto cuya representación más adecuada sería un reticulado de relaciones entre taxones. Con todo, aún sin poner en tela de juicio la frecuencia y la relevancia explicativa de dichos fenómenos, en este trabajo se intentará mostrar que su admisión y reconocimiento no tiene por qué ir en detrimento de esa concepción cladogenética de la evolución cuya relativización se está pregonando. Por el contrario, la comprensión y la representación de tales fenómenos supone dicha concepción.

Palabras clave: Filogénesis, Especiación por hibridación, Introgresión, Simbiogénesis, TGH.

Abstract

In recent years, some authors have argued that the validity of the arborescent representation of the phyletic pattern generated by evolution is being undermined by the recognition of the evolutionary impact of horizontal gene transfer (HGT), symbiogenesis, speciation by hybridization and introgression. This cladogenetic conception, or representation, of evolution would allow us to see only a partial aspect of the genealogical relationships that connect the different lineages of living beings; hiding another aspect whose more adequate representation would be a reticulation of relationships between taxa. However, even without questioning the frequency and explanatory relevance of such phenomena, this paper will try to show that their admission and recognition do not need to be detrimental for the cladogenetic conception of evolution whose relativization is being proclaimed. On the contrary, the understanding and representation of those phenomena presupposes that conception.

Keywords: Phylogenesis, Speciation by hybridization, Introgression, Symbiogenesis, HGT.

1. Introducción

En el marco de la teoría que Darwin presentó en *Sobre el origen de las especies* (1859, p.412), la formidable variedad de las formas vivas, extantes y extintas debe ser entendida como constituyendo un grupo de linajes, o ‘clados’, derivados todos ellos de una única cepa ancestral; o derivados, en todo caso, de un grupo muy reducido de tales cepas primigenias (Darwin, 1859, p.490). Es decir: a partir de una única cepa originaria, o de unas pocas cepas originarias, se habría producido un proceso de ramificaciones progresivas que fue dando lugar a linajes diferentes que, a su turno, se dividían en nuevos linajes o se extinguían configurando, en tal caso, vías muertas de la evolución¹. De hecho, la Biología acabó optando por la idea quizá más parsimoniosa: todas las formas vivas descenderían de una única cepa originaria, resultante de un proceso de biogénesis que aún esperaría por una explicación acabada (Torres y Prosdocimi, 2019, p.30-31). Esta forma de entender la evolución quedó plasmada en la imagen de un ‘árbol de la vida’, que representaría todas las ramificaciones de linajes y sub-linajes divergentes que se habrían originado a partir de esa única cepa primigenia (Hillis, 2010, p.421).

En los últimos años, entretanto, la adecuación del ícono recién mencionado viene siendo objeto de algunos cuestionamientos². Fenómenos tales como la transferencia genética horizontal (TGH), la simbiogénesis, la introgresión, y también las especiaciones por hibridación parecen indicarnos que esta representación arboriforme del patrón filogenético generado por la evolución no sería del todo veraz (*cf.* Doolittle, 1999a, p.2124; Gayon, 2011, p.57). Ella dejaría ver sólo un aspecto parcial de las relaciones de filiación que conectan a los diferentes linajes de seres vivos (Martin, 2005, p.134), ocultando otro aspecto cuya representación más adecuada sería una red (O’Malley y Boucher, 2005, p.131). Hablamos de un reticulado donde, a las líneas de descendencia siempre divergentes que están previstas por la concepción cladogenética clásica de la evolución, habría que agregarle entrecruzamientos y convergencias resultantes de esos otros fenómenos que hoy se saben frecuentes y muy relevantes en lo que atañe a su papel evolutivo (*cf.* Doolittle, 2005, p.131).

Con todo, aún sin poner en tela de juicio la frecuencia y la relevancia de estos fenómenos, en estas páginas me propongo mostrar que su admisión y reconocimiento no tiene por qué ir en detrimento de esa concepción cladogenética de la evolución. Primeramente, mostraré por qué eso es así en el caso de la TGH; y en mi argumento, a cuyo desarrollo dedicaré la mayor parte del trabajo, será crucial la insistencia sobre el vínculo filial, el vínculo progenitor-progenie. Lo consideraré como la verdadera clave para definir la ‘verticalidad’ de los linajes. Examinaré después, de modo mucho más breve, qué es lo que ocurre en el caso la simbiogénesis, de la especiación por hibridación y también en el caso de la introgresión. Allí las cuestiones a discutir serán otras: un poco más complejas en lo que atañe a la simbiogénesis y a la especiación por hibridación, pero un poco más simples en el caso de la introgresión. Sin embargo, la clave de mis argumentos será básicamente la

¹ Sobre ese punto, ver: Eldredge y Cracraft (1980, p.153), Tassy (1998, p.45), Doolittle (1999a, p.2121) y Gayon (2011, p.49)

² Al respecto, véase: O’Malley *et al.* (2010, p.441), Beiko (2010, p.660), Bouchard (2010, p.623), Franklin-Hall (2010, p.690) y Godfrey-Smith (2014, p.118).

misma. Me refiero al hecho de que los fenómenos de TGH, de introgresión, de simbiogénesis y de especiación por hibridación sólo son pensables, y representables, en el marco de esa misma concepción cladogenética de la evolución que algunos apuran a declarar en bancarrota.

2. Transferencia Genética Horizontal

El impacto más inmediato y notorio de la publicación de *Sobre el origen de las especies* (Darwin, 1859) fue, precisamente, la articulación y desarrollo del programa filogenético (Mayr, 1992, p.36; Caponi, 2011, p.5). A partir de ahí, la Anatomía y la Embriología Comparadas, conjuntamente con la Paleontología y la Biogeografía, pasarían a trabajar en vistas a un objetivo común: la reconstrucción de ese árbol de la vida que sería la representación unificada de todos los linajes de seres vivos, ordenados y conectados según sus relaciones de filiación (Bowler, 1996, p.7; Futuyma, 2010, p.12). Así, como resultado de ese gigantesco trabajo mancomunado, la Taxonomía iría reformulándose para dar lugar a una genuina ‘filogenia’ (Bowler, 1996, p.51; Le Guyader, 2003, p.30). Este objetivo, por supuesto, debería ir consiguiéndose paulatinamente, abordando grupos taxonómicos particulares, de rangos y de amplitud diferentes, intentando establecer tanto sus relaciones genealógicas internas como también sus relaciones con otros grupos (Bowler, 1996, p.40; Tassy, 2000, p.52). Y es en esa hercúlea faena donde los estudios morfológicos tuvieron un papel protagónico (Bowler, 1996, p.41). Explicando la homología por la filiación común (Sober, 2008, p.265), la perspectiva darwiniana transformó a la Anatomía y a la Embriología Comparadas en las disciplinas piloto de ese programa filogenético que, a partir de 1859, orientó a la Historia Natural de los Seres Organizados³.

Los conocimientos y los métodos de esos campos de estudio, ya consolidados en las décadas que antecedieron al advenimiento del darwinismo, se transformaron en recursos claves para el desarrollo de los estudios filogenéticos (Russell, 1916, p.247; Ospovat, 1981, p.146; Bowler, 1996, p.41). Esto, vale la pena mencionar, sigue ocurriendo en la Biología Evolucionaria actual (cf. Amorim, 1997, p.10; Wiley y Lieberman, 2011, p.124). Pese a la emergencia de las filogenias moleculares, las cuales se desarrollaron a partir de los años sesenta⁴, y más allá de las expectativas -quizá exageradas- que inicialmente suscitaron esos recursos (cf. Suarez, 2007), lo cierto es que las secuencias de ácidos nucleicos y sus transformaciones se han erigido en marcadores de filiación altamente confiables y capaces de complementarse muy bien con las evidencias que pueden aportar los estudios morfológicos de corte más clásico (cf. Meyer, 1997, p.188; Tassy, 1998, p.277; Holland, 2005, p.268)⁵. Aún sin derogar los estudios morfológicos, las filogenias moleculares no sólo pueden servir para completar y evaluar los resultados de dichos estudios, sino que además pueden abrirse camino

³ A ese respecto, ver: Bowler (1996, p.54), Kitcher (2001, p.57), Le Guyader (2003, p. 30), Waters (2003, p.127) y Caponi (2017, p.53).

⁴ Filogenias que, primero, siguieron el rumbo entrevisto por Francis Crick (1958) y que luego fue ratificado por Emile Zuckerkandl y Linus Pauling (1965). Por otro lado, sobre el origen y el desarrollo de las filogenias moleculares, ver: Doolittle (1999a, p.2128), Suárez y Anaya (2008, p.453), Koonin (2009, p.1013) y Doolittle (2010, p.457).

⁵ Esa complementariedad es admitida (cf. Wiley y Lieberman, 2011, p.125), sin por eso negarse la eventual necesidad de realizar esfuerzos para compatibilizar los datos producidos por una y otra vía. Al respecto, ver: Meyer (1997, p. 209); Tassy (1998, p. 299); Le Guyader (2003, p. 64).

en grupos taxonómicos que no son fácilmente abordables en virtud de análisis puramente morfológicos.

Así ocurre en el caso de grupos filogenéticamente muy próximos, como las distintas poblaciones humanas (Panchen, 1992, p.220; Cavalli-Sforza y Cavalli-Sforza, 1994, p.169) o los pinzones de Galápagos (Grant y Grant, 2008, p.14). Y así también ocurre con grupos, tales como las bacterias, en cuya morfología es muy difícil discernir entre caracteres primitivos y derivados (*cf.* Schwartz y Dayhoff, 1978, p.396; Doolittle, 1999a, p.2124). Siendo precisamente ahí en donde comenzó a detectarse eso que algunos llaman ‘transferencia genética horizontal’ y otros ‘transferencia genética lateral’ (*cf.* Suárez y Anaya, 2008, p. 461)⁶. Dicho de otra manera, “el movimiento de material genético entre los genomas de organismos por medios distintos de la transmisión desde los progenitores a su progenie” (Graham y Davies, 2021, p.501). Se constató, en efecto, que las bacterias suelen exhibir genes que no heredan de sus ancestros (Suarez, 2007, p.673), sino que se ‘filtran’ en su ontogenia provenientes de individuos de otros linajes que pueden ser filogenéticamente muy distantes (*cf.* Ochman *et al.*, 2000, p.299; O’Malley y Boucher 2005, p.191; Bouchard, 2010, p.624; Richards, 2016, p.169).

Con posterioridad se observó que tal ‘salto al costado’ de los genes, esa inusitada promiscuidad cuyo papel evolutivo puede ser muy relevante (Swithers y Katz, 2013, p.249), no sólo ocurría con frecuencia entre procariontes⁷, sino que también podía ocurrir en eucariotes⁸. Incluyéndose ahí a organismos multicelulares como plantas (Andersson, 2005, p.1182) y hasta peces (Graham y Davies, 2021, p.501). De hecho, la transferencia lateral de genes no parece respetar ningún límite taxonómico (Swithers y Katz, 2013, p.249), pudiendo ocurrir, por ejemplo, desde una planta hacia un insecto (*cf.* Ledford, 2021). Quedando establecido, además, que esa adquisición ‘lateral’ de genes podía producir tanto efectos funcionalmente perniciosos (Mamalipour *et al.*, 2020), como efectos funcionalmente ventajosos⁹: efectos pasibles de ser cooptados, o filtrados, por la selección natural (*cf.* Powera, 2021; Ledford, 2021).

De esta manera, las filogenias moleculares, que inicialmente fueron consideradas como recursos que facilitarían la reconstrucción del ‘árbol la vida’, acabaron dando motivos para el cuestionamiento de la adecuación o de la genuina capacidad representativa de ese célebre ícono

⁶ Ya desde el título, en este trabajo seguí a los autores que usan la expresión ‘horizontal genetic transfer’ y, muy comúnmente, la sigla ‘HGT’ (v.g. Keeling y Palmer, 2008; Koonin, 2009; Richards, 2016; Avni y Snir, 2020; Mamalipour *et al.*, 2020; Graham y Davies, 2021; Powera, 2021). Castellanicé dicha sigla como ‘TGH’. No obstante, podría haber seguido a los autores que hablan de ‘lateral genetic transfer’ (LGT), y que recurren a la sigla LGT (v.g. Doolittle, 1999b; Ochman *et al.*, 2000; Andersson, 2005; Dunning *et al.*, 2007; Doolittle, 2010; Swithers & Katz, 2013; Doolittle y Brunet, 2016; Abbya *et al.*, 2021). De todos modos, ambas expresiones y sus respectivas siglas son totalmente equivalentes (*cf.* Doolittle *et al.*, 2003; Bouchard, 2010; Graham y Davies, 2021).

⁷ Al respecto, ver: Doolittle *et al.* (2002; 2003), Doolittle y Brunet (2016) y Baptiste *et al.* (2009).

⁸ Es decir: entre linajes de procariontes, de procariontes a eucariotes, y entre linajes de eucariotes también (*cf.* Andersson, 2005, p.1194; Dunning *et al.*, 2007, p.1753; Keeling y Palmer, 2008, p.605; Heams 2009, p.82; Swithers y Katz, 2013, p.251; Richards, 2016, p.170).

⁹ Sobre esa cuestión, ver: Keeling y Palmer (2008, p. 610) y Bouchard (2010, p. 626). También: Graham y Davies (2021, p. 503).

darwiniano¹⁰. Llegándose a proponer su equiparación y complementación con la imagen de una ‘red de la vida’¹¹, e incluso su definitivo abandono para el caso de los procariotas¹². Didier Raoult (2010, p.105), por ejemplo, planteó la substitución del árbol por un rizoma que, conforme lo dicho por Deleuze y Guattari (1980, p.13), privilegiaría las conexiones múltiples en detrimento de las simples y vulgares bifurcaciones. No obstante, es necesario puntualizar que tampoco han faltado aquellos que a este respecto han adoptado posiciones epistemológicamente más conservadoras. La THG no siempre es vista como un obstáculo para las reconstrucciones filogenéticas (Andersson, 2005, p.1194; Keeling y Palmer, 2008, p.605). Por el contrario, en los últimos años ha surgido literatura en donde se propone usar la evidencia de dicha transmisión como un dato capaz de contribuir al trazado de filogenias (*cf.* Avni y Snir, 2020). Por lo menos en algunos casos, los genes lateralmente adquiridos, y luego verticalmente transmitidos, pueden usarse como marcadores para discernir tanto linajes como puntos de bifurcación entre ellos. (Ochman *et al.*, 2000, Abbya *et al.*, 2021).

Con todo, la apología del árbol de la vida que aquí quiero delinear no habrá de basarse en consideraciones de ese tipo; pese a su obvia relevancia para la discusión. Conforme a lo que apunté al inicio, el punto central de mi argumento estará en la correcta identificación de la clave que define el eje vertical a partir del cual se puede aludir a una transmisión lateral u horizontal de genes. Esta clave, también conforme a lo ya expuesto, reside en el vínculo filial: en las ristas de nexos progenitor-progenie que componen un linaje. Y esto más allá de las dificultades empíricas que pueda plantear el esfuerzo por reconstruir dichas ristas. Tácita o explícitamente, al hablarse de una transmisión horizontal o lateral de genes se está admitiendo la existencia de esos nexos filiales. Se los admite porque lo que define a la transmisión lateral es el hecho de ser independiente de ellos. La lateralidad de algunas transmisiones de genes puede opacar dichos nexos, pero no negarlos. El nexo filial no debe ser confundido con la transmisión genética; que puede ser su marcador, pero no su *definiens*. Por eso, una correcta caracterización de la relación progenitor-progenie puede ser pertinente. Esto es lo que ensayaré en la siguiente sección.

3. La filiación¹³

En virtud de lo expuesto, se puede decir que un sistema biológico M es progenitor de un sistema biológico H si y sólo si:

[1] La existencia de H resulta de la actividad y del funcionamiento de M .

[2] En parte, las semejanzas estructurales y funcionales entre M y H se explican por la mediación de M .

¹⁰ Ver: O’Malley y Boucher (2005, p.190), Koonin (2009, p.1016), Beiko (2010, p.670), Bouchard (2010, p.625), Swithers & Katz (2013, p.253), y Mindell (2013, p.479)

¹¹ Véase: Doolittle (1999b, M7; 2000, p.95; 2010, p.455); pero también Swithers y Katz (2013, p.249).

¹² Ver: Doolittle (2000; 2010) y Baptiste *et al.* (2009).

¹³ Ya he tratado algunas aristas del asunto expuesto en esta sección en: Caponi (2020a; 2020b).

- [3] La ontogenia de H supuso, en su inicio y como condición necesaria, recursos ontogenéticos producidos por M y que en algún momento fueron partes suyas.
- [4] En alguna etapa de su ontogenia, H puede sobrevivir con independencia de M , o de cualquier otra estructura que sustituya las funciones que M desempeñaría en el sostenimiento de H .
- [5] H puede ser un competidor ecológico de M .

Los ítems [1], [2], [3], y [4] remiten a lo que podría ser una definición de la noción de reproducción (*cf.* Caponi, 2020a, p.280). Dicha noción, podemos decir, está embutida en la noción biológica de nexo filial: para que un sistema H pueda ser considerado como progenie de M , es necesario que H sea resultado de un proceso pasible de considerarse como la reproducción de M . Esto, por su parte, supone varias cosas. En primer lugar supone [1] o, dicho de otra manera, que H surgió de la actividad de M , como no ocurre en el caso de una fotocopia o de una réplica de algo hecha por artífice cualquiera. Esto, además, está relacionado con [2]: el hecho de que parte de las semejanzas que puedan existir entre M y H resulten de esa actividad de M . En otras palabras, que parte de esas semejanzas no deben poder explicarse por la simple mediación de regularidades físicas, como ocurre con los cristales de nieve; ni por la mediación de agente modelador totalmente ajeno a M , como ocurre en la réplica de un cuadro; ni tampoco como simple resultado de factores ambientales.

Es obvio, además, que no hablaríamos de reproducción, ni de vínculo filial sin que se dé [3] que no hablaríamos de reproducción ni de vínculo filial sin que se cumpla [3]: sin que exista un conjunto de factores y recursos necesarios e imprescindibles para el inicio y el desarrollo de la ontogenia H que, además de haber sido producidos y transmitidos por M en virtud de su propio funcionamiento, también hayan sido partes suyas. Dicho de otra manera, partes a las que M produjo y configuró en virtud de su propia actividad. Es por esta razón que la división de una gota de agua G en dos gotas J y K no puede ser considerada como un evento reproductivo. No lo es porque J y K no se formaron a partir de materiales producidos por G . Esta última no produjo nuevas moléculas de agua que luego formaron las gotas H y K , sino que estas dos se formaron a partir de moléculas que incluso preexistían a G . En cambio, la fisión de una bacteria si es un proceso de reproducción, como también lo es la fisión de una estrella de mar; y también la mitosis de una célula eucariota, inclusive la de aquellas células integradas en un organismo multicelular. Allí, el sistema que se reproduce cede materiales suyos (*i.e.* por el producidos, partes suyas) que pasan a operar como recursos ontogenéticos necesarios para el desarrollo de la nueva entidad. Entre esos recursos ontogenéticos a los que alude [3] se cuentan los genes, aunque también otros elementos (*cf.* Merlin, 2017, p.276).

No obstante, la propia idea de reproducción ya supone un poco más que lo hasta aquí expuesto. Ella supone [4] o, dicho de otro modo, supone que en algún momento la estructura resultante del proceso reproductivo será funcionalmente autónoma con relación a su estructura progenitora. La multiplicación de las ramas de un árbol que compiten entre sí por luz no es un fenómeno reproductivo, puesto que esas ramas dependen, a lo largo de toda su existencia, de las mismas raíces de ese árbol del cual se originaron. Si el árbol muere, las ramas mueren. Por esta razón allí hablamos de crecimiento y no de reproducción. No obstante, hablaríamos de reproducción si con una de esas

ramas pudiésemos hacer un esqueje que prendiese, desarrollando así sus propias raíces. Ese esqueje se transformaría en un nuevo individuo capaz de desarrollarse con total independencia de su progenitor. Esto, por otra parte, también ocurre con las células que se multiplican en los tejidos de ese esqueje: la subsistencia de tales células puede no ser independiente del esqueje como un todo, pero cada una de ellas, conforme lo exige [4], conquista una autonomía relativa respecto a la célula de la cual derivó.

Es por estas razones que hablamos de reproducción celular, y no solo cuando ella ocurre en organismos unicelulares, sino que también cuando ocurre dentro de los organismos pluricelulares. Pero vale la pena recalcar que, en el caso de las, en el caso de las células que se derivan del cigoto de un organismo pluricelular, dicha reproducción es de las células individuales y no del sistema que ellas componen. Tales células no llegan a ser sistemas funcionalmente independientes de su progenitor o de cualquier otro sistema que substituya las funciones que ese progenitor desempeñaría en su sostenimiento. Sin embargo, y aunque en cierto sentido ahí ya estemos comenzando a rozar la idea de filiación, lo cierto es que para llegar a ella hay que hacer una especificación adicional que quizá no sea imprescindible para la delimitación de la noción de reproducción: aludo, concretamente, a lo que podría caracterizarse como ‘autonomía malthusiana’. Para que el sistema H pueda ser considerado como progenie de M , es necesario que, en caso de M sobrevivir al surgimiento de H , este último pueda venir a ser un competidor ecológico de M .

Esto último ocurre con el esqueje, que puede competir por suelo y luz con el árbol del cual se desprendió, y ocurre con los diferentes estolones de un pastizal de trébol que se propaga por una pradera. Al desarrollar sus propias raíces y hojas, los estolones del trébol van generando estructuras que compiten entre sí por luz y por suelo, y esa competencia no deja de involucrar a la estructura de la cual cada nuevo estolón se originó. No obstante, esto no ocurre con las ramas de un olmo. Aunque se pueda decir que ellas compiten entre sí por luz, no son competidoras del propio olmo, sino recursos suyos para subsistir. En otras palabras, un ser vivo se reproduce cuando genera individuos ecológicos independientes de él. Sean o no sean estos capaces de reproducirse. Una mula es, claro está, progenie de sus progenitores aunque ella no pueda tener ninguna descendencia. Lo es porque, a partir de cierta etapa de su ontogenia, ella puede ser competidora ecológica de dichos progenitores: su viabilidad y éxito ecológico es independiente de la subsistencia de sus progenitores e incluso puede ocurrir a expensas de la disminución del éxito ecológico de dichos progenitores.

Detenerse tanto en esta definición de filiación puede parecer ocioso y escolástico, pero la relación de filiación entre progenitor y progenie es crucial para delimitar las nociones de herencia y de linaje. Conforme lo discutí en un trabajo previo (Caponi, 2020a), la herencia es el conjunto de recursos ontogenéticos aludidos en el ítem [3] de nuestra definición de filiación; y, en cierto sentido, se hace justicia de ella cuando se habla de ‘transferencia’ lateral u horizontal de genes, pero no de ‘herencia’ lateral u horizontal. Por otra parte, y este es el asunto central de nuestra discusión, esa definición de la relación de filiación sobre la que aquí estoy insistiendo, sirve para mostrar que la pregunta a la que responde la reconstrucción de nuestra filiación no es la pregunta acerca de cuáles genes tenemos, sino que la pregunta por nuestros progenitores y ancestros. No somos nietos de nuestros abuelos porque tengamos sus genes, sino que tenemos sus genes porque somos sus nietos. Dicho de otro

modo, tenemos sus genes porque ellos engendraron a nuestros progenitores directos, y estos últimos nos engendraron a nosotros.

Es por esta razón que si en un embrión se injertan genes de un organismo distinto de sus progenitores, más allá de los efectos ontogenéticos que esa manipulación pueda producir, la misma no transformará al embrión genéticamente modificado en progeñe del organismo del cual provino el gen injertado. Esto último incluso aunque la presencia de aquel gen en las células del individuo así formado nos confunda respecto de su filiación. En este contexto es oportuno mencionar que, si la TGH ha podido ser considerada como un motivo de cuestionamiento del árbol de la vida, esto se debe a que se ha ido demasiado lejos con la representación genocéntrica de la evolución. No obstante, si no se pierde de vista que los procesos evolutivos son cambios en estados de caracteres que ocurren en linajes y si se considera que las unidades básicas de esos linajes, sus eslabones, son seres vivos individuales y no genes, entonces el ‘escandalo’ de la TGH pierde mucho de su estridencia.

Lo importante, como siempre, es no tomar al indicador, al índice, por lo indicado. Un gen puede ser un índice muy confiable, aunque nunca infalible, de filiación y por eso puede servirnos tanto para reconstruir linajes como filiaciones. Sin embargo, él no establece ni determina la filiación. Dicho de otro modo, los genes pueden servir para diagnosticar filiaciones, pero no las definen, sino que sólo las denuncian. Es en virtud de esto que puede decirse que la transferencia horizontal de genes no conlleva problemas para la noción de linaje, aunque pueda complicar su identificación y reconstrucción como frecuentemente ocurre en el reino de los procariontes. No obstante, si no se confunde filiación con herencia la existencia de esa transmisión lateral de genes no puede considerarse como una evidencia contraria a la imagen arborescente, darwiniana, de la evolución. En realidad, la propia facilidad con la que se habla de ‘transferencia lateral’ ya presupone la referencia a un eje ‘vertical’ definido por la relación de filiación. Un eje vertical definido por linajes divergentes que continúan evolucionando sin que esa transferencia lateral u horizontal de genes nos lleve hablar de una confluencia o entrecruzamiento de dichos linajes. Y así, asumiendo esto, la ocurrencia de transferencia horizontal de genes puede considerarse como un fenómeno que, desde el punto de vista evolutivo, opera de modo semejante a la mutación. En ambos casos estamos ante la aparición de una novedad genética que quedará sometida al control de las presiones selectivas que puedan operar sobre el linaje en cuestión.

Quizás una forma de resumir lo que aquí estamos diciendo podría ser simplemente decir que relaciones de filiación y canales de transmisión de genes no son lo mismo. En muchos casos ambas cosas pueden coincidir, que es cuando esa transferencia está acoplada a la reproducción, pero es obvio que esa coincidencia no siempre se da. Sin embargo, al trazar líneas horizontales que cruzan los linajes divergentes del árbol de la vida, los teóricos de la red de la vida confunden las cosas y tratan canales de transmisión de genes como si fuesen lo mismo que relaciones de filiación. En cambio, si la superposición entre ambas cosas se evita y sólo se consideran relaciones de filiación, las líneas laterales se borran y ante nosotros resurge la imagen del árbol de la vida más o menos en la forma en que Darwin lo concibió.

Por otra parte, creo que el hecho de que la filiación sea el nexo constitutivo de los linajes también nos da un buen motivo para restarle importancia al hecho de que, muchas veces, los árboles

filogenéticos de especies, de caracteres y de genes no coincidan (*cf.* Richards, 2016, p.164). Dichas incongruencias, conforme ha señalado Richard Richards (2016, p.165), sólo significan que algunos árboles de caracteres y de genes pueden servir para reconstruir árboles de especies, pero no otros, y eso se ve claro en el caso de los genes sujetos a transferencia horizontal. Ahora bien, lo que no se podría hacer es tratar a las filogenias de caracteres y de genes como si ellas tuviesen la misma jerarquía epistemológica y ontológica de las filogenias de genuinos linajes: éstas son la condición de posibilidad de aquellas, que sólo son pensables en la medida en que se las considera como acopladas a la evolución de linajes definidos por vínculos de filiación. Análogamente a como Hennig (1968, p.13) consideró que el sistema filogenético de clasificación debe ser pensado como siendo biológicamente preeminente sobre otras taxonomías posibles de corte tipológico (Hennig, 1968, p.12), ya dentro del marco de la propia perspectiva filogenética nosotros hemos de admitir que las filogenias de linajes son preminentes respecto de las de caracteres y genes.

4. Confluencias de linajes

Sin embargo, y más allá de lo que acabamos de decir sobre la THG, lo cierto es que la idea de entrecruzamiento filogenético parece estar muy bien ejemplificada por la simbiogénesis¹⁴. Ahí estamos hablando de procesos de especiación que, según se supone, fueron punto de arranque de linajes enteros (*e.g.* Protista o Planta) y cuyo origen radicaría en simbiosis que se estabilizaron, generando individuos filogenéticamente ‘duales’ que comenzaron a reproducirse como una unidad (Margulis y Sagan, 2008, p.190). Dicho de otra manera, en esos casos, si se remontase la historia del linaje resultante, se llegaría a un punto de empalme, o de anastomosis, entre dos linajes diferentes. Eso es lo que habría ocurrido en el caso de los protistas (Margulis y Sagan, 2008, p.134) y quizás también en el caso de las plantas (Margulis y Sagan, 2008, p.189). Los protistas se habrían originado a partir de una simbiosis entre procariontes (Schwartz y Dayhoff, 1978, p.395, Margulis, 1992, p.151) y las plantas podrían derivar de una simbiosis entre algas y hongos, en donde, a diferencia de lo que ocurre con los líquenes, la parte funcionalmente dominante habría sido el alga (Margulis y Sagan, 2008, p.190). Allí la evolución no habría procedido por divergencia, sino que por confluencia de linajes, y eso no parece encajar en la concepción cladogenética de los procesos evolutivos.

Por otro lado, lo recién expuesto también ocurre en el caso de la especiación por hibridación (*cf.* Grant y Grant, 2008, p.116-7). En circunstancias particulares dos poblaciones de especies diferentes se funden, dando lugar a única población que sirve como stock inicial de una nueva especie capaz de evolucionar independientemente de aquellas de la cual ella deriva (*cf.* Abbott y Rieseberg, 2012; Abbott *et al.*, 2013). Esto se ha registrado entre los pinzones de Galápagos (Grant y Grant, 2008, p.92). Con todo, e independientemente de la frecuencia con la cual esos procesos ocurran, lo cierto es que tanto en el caso de la especiación por hibridación como en el caso de la simbiogénesis estamos ante procesos cuya condición de posibilidad reside en la evolución cladogenética. Obviamente, sin la previa multiplicación y divergencia de linajes su ulterior confluencia sería imposible, y hasta impensable. La evolución cladogenética, entretanto, puede ocurrir sin esas eventuales confluencias de las que ella es condición de posibilidad. Y, aunque esto sea una perogrullada, lo cierto es que ella

¹⁴ Al respecto, ver: Margulis (1992, p.151), Godfrey-Smith (2009, p.74), y Salgado y Arcucci (2016, p.247).

nos coloca ante un hecho importante: las novedades evolutivas siempre presuponen divergencias. Pueden ocurrir grandes innovaciones por confluencia de linajes, pero esas confluencias innovadoras ya suponen previas divergencias, y allí reside la preminencia evolutiva de la cladogénesis sobre cualquier forma de confluencia filética. Esta sólo es pensable y representable en el horizonte de un árbol de linajes divergentes. Quizás podríamos decir que la convergencia filogenética está evolutiva y epistemológicamente subordinada a la divergencia.

Por otro lado, es necesario tener cuidado en la imagen que puede asociarse a la idea de confluencia entre linajes. Hablar de especiación por hibridación o por simbiogénesis puede hacernos pensar en dos especies que, en su totalidad, se funden en una dando lugar a una nueva. Antes había dos especies, y después quedó una. Con todo, a excepción de lo que puede ocurrir en situaciones muy particulares en donde las dos últimas poblaciones remanentes de dos especies filogenéticamente muy cercanas se fundan en una única población, lo cierto es que, en general, lo que ocurrirá será otra cosa. En circunstancias especiales, dos poblaciones particulares de especies diferentes se podrán fundir dando lugar a una nueva especie distinta de las dos originarias. De esta manera incrementando, y no disminuyendo, la diversidad taxonómica. Como también ocurriría con el linaje que pueda generarse a partir de un individuo, o unos pocos individuos, en los que una simbiosis de lugar a un híbrido viable. Allí, los linajes de procariontes, o de plantas y hongos, de los que provengan los elementos de ese simbiote seguirán existiendo, y lo que tendremos será un nuevo taxón. Tendremos un nuevo linaje, incluso un nuevo reino, y no la total anastomosis de los linajes anteriores.

Es cierto, de todos modos, que esas convergencias de linajes, aun siendo parciales, puede plantear problemas taxonómicos. No muy serios en el caso de una especie de *Geospiza* que surge de la hibridación de dos especies del mismo género, pero sí más difíciles de resolver en el caso de una especie que surge de una simbiogénesis de hongos y algas. Del punto de vista taxonómico puede no ser evidente en donde se colocaría a las plantas. ¿Las trataríamos como algas que han incorporado hongos como recursos ontogenéticos o haríamos lo contrario, clasificándolas como hongos que incorporaron algas? Creo, sin embargo, que la Sistemática Filogenética cuenta con reglas metodológicas para dirimir la cuestión: ahí estaríamos ante dos cladogramas alternativos, y uno de ellos podrá imponerse como el más parsimonioso. Con todo, el hecho de que exista esa dificultad en términos taxonómicos no desmiente el hecho de que la convergencia filética sólo pudo surgir en el marco de una divergencia previa. Y, si es verdad que ese hecho no queda empañado ni por la simbiogénesis ni por la especiación por hibridación, con más razón podemos concluir que la introgresión tampoco le plantea ninguna dificultad a la concepción cladogenética del cambio evolutivo.

Digo esto porque Richard Richards (2016, p.164-5), que correctamente desestima el reto que la THG le plantea a la representación cladogenética de la evolución, le ha dado importancia entretanto a las dificultades que a ese respecto podrían plantear no sólo la especiación por hibridación que acabo de examinar, sino que también la introgresión (Richards, 2016, p.165). Esto último, sin embargo, me parece poco atendible. La introgresión es

[La] infiltración de genes de una especie en el genotipo de otra. Cuando dos especies entran en contacto bajo condiciones que favorecen a una o a otra, y de ahí resultan híbridos, éstos tienden a cruzarse con la especie más favorecida, que sería la más abundante” (Abercrombie *et al.*, 1957, p.124).

De esto puede resultar que el linaje dominante absorba al menos favorecido, tal como pudo haber ocurrido con el *Homo sapiens* y algunas poblaciones de *Homo denisoviensis* (Richards, 2016, p.166) o como ciertamente ocurrió con algunos pinzones de Galápagos (Grant y Grant, 2008, p.101). Siendo que, si esa absorción es total, lo que ocurrirá es que la población absorbida será considerada como extinta y sus genes pasarán a ser consideradas como parte del pool genético de la especie dominante¹⁵.

5. Conclusión

La *THG*, la simbiogénesis, la especiación por hibridación y la introgresión no sólo suponen la previa ocurrencia de procesos cladogenéticos, sino que, además de eso, ellas sólo pueden ser pensadas y explicadas en el marco de esa representación arborescente de la evolución originalmente propuesta por Darwin. En el caso de la *THG* eso es así porque la referencia a linajes que evolucionan en forma divergente es necesaria para entender esa horizontalidad o lateralidad a la que se alude con ese concepto. En otras palabras, esa horizontalidad supone la referencia a un eje vertical que se define por la relación de filiación y no por la mera transmisión genética que, en efecto, puede ser independiente de esa filiación. Por su parte, los procesos aludidos por las nociones de simbiogénesis y de especiación por hibridación no sólo suponen procesos cladogenéticos previos, sino que, además, ellos mismos son procesos cladogenéticos: ambos producen divergencia filética. Dicho de otro modo, ambos incrementan la diversidad taxonómica. Es verdad que en la introgresión ello no es así, pero, por definición, cuando se habla de introgresión se alude a un proceso que tampoco conduce a la total anastomosis de linajes preexistentes. Lo que tenemos, en realidad, es un intercambio lateral de genes que se parece al que ocurre en las migraciones que se dan entre poblaciones de una misma especie. Una vez más, la referencia a linajes que evolucionan independientemente, o con alguna independencia, se muestra como algo ineludible.

Referencias

- Abbott, R. y Rieseberg, L. (2012). “Hybrid Speciation”. *Encyclopaedia of Life Sciences* (eLS). Chichester: John Wiley & son. <https://doi.org/h3hw>
- Abbott, R., Albach, D., Ansell, S., Arntzen, J., Baird, J., Bierne, N., Boughman, J., Brelsford, A., Buerkle, C., Buggs, R., Butlin, R., Dieckmann, D., Eroukhmanoff, F., Grill, A., Cahan, S.,

¹⁵ El aislamiento reproductivo que separa a algunas especies puede ser más o menos lábil (Coyne y Orr, 2004, p.34), residiendo ahí la condición de posibilidad de la introgresión y de la especiación por hibridación. El intercambio genético entre especies que eso suele permitir puede operar como una fuente de variación capaz de generar procesos selectivos, tal como ocurre con los procesos de migración que se dan entre poblaciones de una misma especie (Grant y Grant, 2008, p.145).

- Hermansen, J., Hewitt, G., Hudson, A., Jiggins, C., ... y Zinner, D. (2013). "Hybridization and speciation". *Journal of Evolutionary Biology*, 26: 229–246. <https://doi.org/f24mbz>
- Abbya, S., Tanniera, E., Gouya, M. y Daubina, V. (2012). "Lateral gene transfer as a support for the tree of life". *PNAS*, 109 (13): 4962-4967. <https://doi.org/h3hm>
- Abercrombie, M.; Hickman, C.; Johnson, M. (1957). *Dictionary of Biology*. Baltimore: Penguin.
- Amorim, D. (1997). *Elementos básicos de Sistemática Filogenética*. Ribeirão Preto: Holos.
- Andersson, J. (2005). "Lateral gene transfer in eukaryotes". *Cellular and Molecular Life Sciences*, 62: 1182–1197. <https://doi.org/c749n4>
- Avni, E. y Snir, S (2020). "A New Phylogenomic Approach For Quantifying Horizontal Gene Transfer Trends in Prokaryotes". *Scientific Reports*, 10:12425. <https://doi.org/h3hr>
- Baptiste, E., O'malley, M., Beiko, R., Ereshefsky, M., Gogarten, P., Franklin-Hall, L., Lapointe, F., Dupré, J., Dagan, T., Boucher, Y. y Martin, W. (2009). "Prokaryotic evolution and the tree of life are two different things". *Biology Direct*, 4:34. <https://doi.org/b5jpn8>
- Beiko, R. (2010). "Gene sharing and genome evolution: networks in trees and trees in network". *Biology & Philosophy*, 25: 659-673. <https://doi.org/ct2rjf>
- Bouchard, F. (2010). "Symbiosis, lateral function transfer and the (many) sampling of life". *Biology & Philosophy*, 25: 623-641. <https://doi.org/ddj35r>
- Bowler, P. (1996). *Life's splendid drama*. Chicago: Chicago University Press.
- Caponi, G. (2011). *La segunda agenda darwiniana*. México: Centro Lombardo Toledano.
- Caponi, G. (2017). *El darwinismo de Ameghino*. Florianópolis: Universidade Federal de Santa Catarina.
- Caponi, G. (2020a). "Los conceptos de herencia y de variación hereditaria". *Endoxa*, 46:273-290. <https://doi.org/h3ht>
- Caponi, G. (2020b). "El concepto evolucionario de linaje". *Revista Colombiana de Filosofía de las Ciencias*, 20(41): 11-39. <https://doi.org/h3nj>
- Cavalli-Sforza, L. y Cavalli-Sforza, F. (1994). *Qui sommes-nous?* Paris: Flammarion.
- Coyne, J. y Orr, A. (2004). *Speciation*. Sunderland: Sinauer.
- Crick, F. (1958). "On protein synthesis". *Symposia of the Society for Experimental Biology*, 12: 138-63.
- Darwin, C. (1859). *On the origin of species*. London: Murray.
- Deleuze, G. y Guattari, F. (1980). *Mille plateaux*. Paris: Minuit.
- Doolittle, W. (1999a). "Phylogenetic classification and the universal tree". *Science*, 284 (5423): 2124-2128. <https://doi.org/fjvz76>

- Doolittle, W. (1999b). “Lateral genomics”. *Trends in Biochemical Sciences*, 24(12): M5-M8. <https://doi.org/d9s6mp>
- Doolittle, W. (2000). “Uprooting the tree of life”. *Scientific American*, 282(2): 90-95. <https://doi.org/fhq7jr>
- Doolittle, W. (2005). “If the tree of life fell, would it make a sound?”. En J. Sapp (ed.). *Microbial phylogeny and evolution: Concepts and controversies* (pp. 119-133). Oxford: Oxford University Press.
- Doolittle, W. (2010). “The attempt of the life of the tree of life: science, philosophy and politics”. *Biology & Philosophy*, 25: 455-473. <https://doi.org/bfpr85>
- Doolittle, W. y Brunet, T. (2016): “What is the tree of life?” *PLOS Genetics*, 12(4): e1005912. <https://doi.org/gnw9nr>
- Doolittle, W., Boucher, Y., Douady, C., Papke, T., Walsh, D., Boudreau, M., Nesbø, C. y Case, R. (2003). “Lateral gene transfer and the origins of prokaryotic groups”. *Annual Review of Genetics*, 37: 283-328. <https://doi.org/fk8bm2>
- Doolittle, W., Gogarten, P. y Lawrence, J. (2002). “Prokaryotic Evolution in Light of Gene Transfer”. *Molecular Biology & Evolution*, 19(12): 2226–2238. <https://doi.org/fx74pj>
- Dunning, J., Clark, M., Oliveira, D., Foster, J., Fischer, P., Muñoz, M., Giebel, J., Kumar, N., Ishmael, N., Wang, S., Ingram, J., Nene, R., Shepard, J., Tomkins, J., Richards, S., Spiro, D., Ghedin, E., Slatko, B., Tettelin, H. y Werren, J. (2007). “Widespread Lateral Gene Transfer from Intracellular Bacteria to Multicellular Eukaryotes”. *Science*, 317(5845): 1753-1755. <https://doi.org/brx7s8>
- Eldredge, N. y Cracraft, J. (1980). *Phylogenetic patterns and the evolutionary process*. New York: Columbia University Press.
- Franklin-Hall, L. (2010). “Trashing life’s tree”. *Biology & Philosophy*, 25: 689-709. <https://doi.org/c822gv>
- Futuyma, D. (2010). “Evolutionary Biology: 150 years of progress”. En M. Bel, D. Futuyma, W. Eanes y J. Levinton (eds.). *Evolution since Darwin: the first 150 years* (pp. 3-30). Sunderland: Sinauer.
- Gayon, J. (2011). “The tree of life reconsidered”. En J. Martínez-Contreras y A. Ponce de León (eds.), *Darwin’s evolving legacy* (pp. 48-65). México: Siglo XXI.
- Godfrey-Smith, P. (2009). *Darwinian population and natural selection*. Oxford: Oxford University Press.
- Godfrey-Smith, P. (2014). *Philosophy of Biology*. Princeton: Princeton University Press.
- Graham, L. y Davies, P. (2021). “Horizontal Gene Transfer in Vertebrates: A Fishy Tale”. *Trends in Genetics*, 37(6): 501-503. <https://doi.org/gk7shq>

- Grant, P. y Grant, R. (2008). *How and why species multiply: the radiation of Darwin's finches*. Princeton: Princeton University Press. <https://doi.org/h3hz>
- Heams, T. (2009). "Hérédité". En T. Heams, P. Huneman, G. Lecointre, M. Silberstein (eds.): *Les mondes darwiniens* (pp. 71-92). Paris: Editions Matériologiques.
- Hennig, W. (1968). *Elementos de Sistemática Filogenética*. Buenos Aires: Eudeba.
- Hillis, D. (2010). "Phylogenetic progress and applications of the tree of life". En M. Bel, D. Futuyma, W. Eanes y J. Levinton (eds.). *Evolution since Darwin: the first 150 years* (pp. 421-450). Sunderland: Sinauer.
- Holland, P. (2005). "The fall and rise of Evolutionary Developmental Biology". En D. Williams y P. Forey (eds.), *Milestones in Systematics* (pp. 261-265). London: CRC Press.
- Keeling, P.; y Palmer, J. (2008). "Horizontal gene transfer in eukaryotic evolution". *Nature Reviews Genetics*, 9: 604-618. <https://doi.org/fqbv8j>
- Kitcher, P. (2001). *El avance de la ciencia*. México: UNAM.
- Koonin, E. (2009). Darwinian evolution in the light of genomics. *Nucleic Acids Research*, 37(4): 1011-1034. <https://doi.org/fjhq8g>
- Le Guyader, H. (2003). *Classification et évolution*. Paris: Le Pommier.
- Ledford, H. (25 de marzo de 2021). First known gene transfer from plant to insect identified. *Nature News*. <https://doi.org/h3h2>
- Mamalipour, M., Seidi, K., Zununi, S., Jahanban-Esfahlan, V., Jaymand, M., Majdi, H., Amoozgar, Z., Javaheri, T., Jahanban-Esfahlan, R. y Peyman, Z. (2020): "Horizontal Gene Transfer: from evolutionary flexibility to disease progression. *Frontiers in Cell and Developmental Biology*, 8:229. <https://doi.org/h3h4>
- Margulis, L. (1992). "Symbiosis theory: cells as microbial communities". En L. Margulis y L. Olendzenski (eds.): *Environmental evolution* (pp. 173-200). Cambridge: MIT Press.
- Margulis, L. y Sagan, D. (1995). *Microcosmos*. Tusquets, Barcelona.
- Martin, W. (2005). "The missing link between hydrogenosomes and mitochondria". *Trends in Microbiology*, 13(10): 457-459. <https://doi.org/dkdr gc>
- Mayr, E. (1992). *Una larga controversia: Darwin y el darwinismo*. Barcelona: Crítica.
- Merlin, F. (2017). "Limited extended inheritance". En P. Huneman y D. Walsh (eds.), *Challenges in Evolutionary Theory* (pp. 285-301). Oxford: Oxford University Press.
- Meyer, D. (1997). "Análise filogenética de sequências de DNA". En D. Amorim (ed.). *Elementos básicos de Sistemática Filogenética* (pp. 187-210). Ribeirão Preto: Holos.
- Mindell, D. (2013). "The tree of life: metaphor, model, and heuristic device". *Systematic Biology*, 62(3): 479-489. <https://doi.org/ggbq25>

- O'Malley, M. y Boucher, Y. (2005). "Paradigm change in evolutionary microbiology". *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 36: 183-208. <https://doi.org/fr6sn6>
- O'Malley, M., Martin, W. y Dupré, J. (2010). The tree of life: introduction to an evolutionary debate. *Biology & Philosophy*, 25: 441-453. <https://doi.org/dmxh3q>
- Ochman, H., Lawrence, J. y Groisman, E. (2000). "Lateral gene transfer and the nature of bacterial innovation". *Nature*, 405: 299-304. <https://doi.org/bnspkk>
- Ospovat, D. (1981). *The development of Darwin's theory*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Panchen, A. (1992). *Classification, evolution and the nature of Biology*. Cambridge: Cambridge University Press. <https://doi.org/ffjpp2>
- Power, J., Pinheiro, F., Pompei, S., Kovacova, V., Yüksel, I., Rathmann, M., Förster, Mona, Lässig, M. y Maier, B. (2021). "Adaptive evolution of hybrid bacteria by horizontal gene transfer". *PNAS*, 118 (10): e2007873118. <https://doi.org/gns4c9> .
- Raoult, D. (2010). The post-Darwinist rhizome of life. *The Lancet*, 375: 104-105. <https://doi.org/crfndh>
- Richards, R. (2016). *Biological Classification*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Russell, E. (1916). *Form and function*. London: Murray.
- Salgado, L. y Arcucci, A. (2016). *Teorías de la evolución*. Viedma: Universidad Nacional de Rio Negro.
- Schwartz, R. y Dayhoff, M. (1978). "Origins of prokaryotes, eukaryotes, mitochondria and chloroplasts". *Science*, 199 (4327): 395-403. <https://doi.org/b4vqcj>
- Sober, E. (2008). *Evidence and evolution*. Cambridge: Cambridge University Press. <https://doi.org/h35x>
- Suarez, E. (2007). "The rhetoric of informational molecules: authority and promises in the early study of molecular evolution". *Science in Context*, 20(4): 649-677. <https://doi.org/bszxpz>
- Suárez, E. y Anaya, V. (2008). "History, objectivity, and the construction of molecular phylogenies". *Studies in the History and Philosophy of Biological & Biomedical Sciences*, 39(4): 451-468. <https://doi.org/fhd7gw>
- Swithers, K. y Katz, L. (2013). "Reconstructing the Tree of Life". *Microbe*, 8(6): 249-253. <https://doi.org/h35z>
- Tassy, P. (1998). *L'arbre à remonter le temps*. Paris: Diderot.
- Tassy, P. (2000). *Le paléontologue et l'évolution*. Paris: Le Pommier.
- Torres, S. y Prosdocimi, F. (2019). *A emergência dos sistemas biológicos*. Rio de Janeiro: Artecomciência.

- Waters, K. (2003). “The arguments in the Origin of Species”. En J. Hodge y G. Radick (eds.): *The Cambridge companion to Darwin* (pp. 116-137.). Cambridge: Cambridge University Press.
- Wiley, E. & Lieberman, B. (2011). *Phylogenetics*. Hoboken: Wiley-Blackwell.
<https://doi.org/bhhwhj>
- Zuckerandl, E. y Pauling, L. (1965). Evolutionary divergence and convergence in proteins. En V. Bryson y H. Vogel (eds.). *Evolving genes and proteins* (pp. 97-166). Cambridge: Academic Press. <https://doi.org/gf4ft7>