

Filosofía Fungi

Fungi philosophy

César Marín*; Javier Suárez**

*Centro de Investigación e Innovación para el Cambio Climático (CiiCC),
Universidad Santo Tomás, Chile /
Amsterdam Institute for Life and Environment, Section Ecology & Evolution,
Vrije Universiteit Amsterdam, Netherlands
cmarind@santotomas.cl

**BIOETHICS Research Group, Department of Philosophy, University of Oviedo, Spain
javier.suarez@uniovi.es

Resumen

Muchos conceptos en ecología y evolución se han construido en base a observaciones zoológicas y, en menor medida, botánicas, mientras que una visión fúngica en estas áreas es prácticamente inexistente. Mucho menos se han indagado aspectos de la filosofía de la biología en base a los hongos. Sin embargo, en este artículo mostramos que dadas sus características particulares, el reino Fungi constituye un sistema de estudio ideal para examinar teórica y empíricamente diferentes aspectos de la filosofía de la biología. Los hongos presentan características de las plantas (como su carácter sésil) y de los animales (como su carácter heterotrófo), pero tienen una pléthora de atributos particulares que requieren su propia filosofía, una filosofía Fungi. En esta revisión se aborda cómo entender la individualidad y las unidades de selección natural en los hongos, los diferentes conceptos de adaptación (y sesgos adaptacionistas) en su estudio, y cómo entender los hongos como agentes que construyen su nicho. Estas temáticas se abordan de forma introductoria, presentando las definiciones de estos diferentes conceptos, y cómo los mismos pueden aplicarse en la micología. Se hace una invitación a profundizar en cada tema y, sobre todo, a incentivar un diálogo entre micólogos y filósofos de la biología.

Sección Artículos / Articles Section

Received: 26/11/2024. Final version: 27/12/2024

© 2024 Instituto de Filosofía, Universidad de Valparaíso
Asociación Iberoamericana de Filosofía de la Biología (AIFIBI)

This article is distributed under the terms of the Creative Commons Attribution-NonCommercial-NoDerivatives 4.0 International License

Palabras clave: adaptación, agencia, construcción de nicho, individualidad, unidades de selección.

Abstract

Many concepts in ecology and evolution have historically been built on the basis of zoological observations, and to a lesser extent botanical ones, while a fungal vision in these areas is practically non-existent. Much less have aspects of the philosophy of biology been investigated based on fungi. In this paper, we show that given its particular characteristics, the Fungi kingdom constitutes an ideal study system to examine theoretically and empirically different aspects of the philosophy of biology. Fungi have characteristics of plants (such as their sessile nature) and of animals (like their heterotrophic nature), but they have a plethora of particular attributes that require their own philosophy, a Fungi philosophy. This review addresses how to understand individuality and the units of natural selection in fungi, the different concepts of adaptation (and adaptationist biases) present in their study, and how to understand fungi as agents that build their niche. These topics are addressed in an introductory manner, presenting the definitions of these different concepts, and how they can be applied in mycology. An invitation is made to delve deeper into each topic and, above all, to encourage a dialogue between mycologists and philosophers of biology.

Keywords: adaptation, agency, individuality, niche construction, units of selection.

1. Introducción

Muchos conceptos fundamentales y ampliamente aplicados tanto en ecología como en evolución tienen un fuerte sesgo zoológico, y en menor medida, botánico. Esto se explica, en gran parte, porque muchos de los arquitectos de las ciencias biológicas durante los siglos XIX (Mendel, Darwin, Wallace) y XX (Sewall Wright, Ronald Fisher, John Haldane, y Theodosius Dobzhansky; cabezas visibles de la síntesis evolutiva moderna) tenían a su vez dichos sesgos. Así, se ha encontrado que conceptos centrales en ecología y evolución como *tolerancia climática, dependencia de la densidad, competencia interespecífica, adaptación local, mimetismo, cuidado parental, selección sexual, y especiación*, han sido estudiados exclusivamente en animales y plantas, particularmente en ecosistemas templados (Culumber *et al.*, 2019). Dichos sesgos han ocasionado que en la educación pública escolar -al menos en países como Chile- la información micológica presentada sea casi inexistente (Marín *et al.*, 2018). Pero este fuerte énfasis/sesgo en plantas y animales traspasa la formación temprana y alcanza a biólogos profesionales y otros científicos o filósofos, muchos de los cuales aplican conceptos particulares inicialmente pensados en animales (como “especie”, basada en la reproducción sexual, o “individuo”, sin tener en cuenta el microbioma) a los hongos, sin cuestionarse su validez en el reino Fungi (ver por ejemplo una crítica al respecto en Molter, 2017).

Los hongos comparten características tanto con animales como con plantas. Al igual que los animales, los hongos no poseen cloroplastos y son heterótrofos. Como las plantas, los hongos tienen pared celular, vacuolas, y reproducción sexual y asexual; como los helechos y musgos, los hongos producen esporas; y como las algas y los musgos, tienen núcleos haploides (Marín, 2018). Sin embargo, los hongos presentan algunas características no encontradas en otros reinos; por ejemplo, algunas levaduras unicelulares se reproducen por esporulación o por fisión binaria, algunos hongos dimórficos pueden cambiar entre un estado de levadura y uno de hifa, y de forma única, los hongos son los únicos organismos cuya pared celular está compuesta al mismo tiempo de glucanos (estos se encuentran en la pared celular de las plantas) y quitina (esta se encuentra en el exoesqueleto de los artrópodos) (Marín, 2018).

Más allá de características estructurales y fisiológicas únicas, hay atributos ecológicos que hacen a los hongos un sistema de estudio particularmente complejo e interesante para la filosofía de la biología. Para empezar, su enorme biodiversidad, ya que se estima que podrían existir hasta 6,28 millones de especies de hongos en el planeta (Baldrian *et al.*, 2022), aunque solamente han sido descritas un poco más de 155 mil (Antonelli *et al.*, 2023). En general, ha resultado difícil aplicar los conceptos tradicionales de especie (por ejemplo, basados en reproducción sexual) a organismos diferentes a animales y plantas, lo que explicaría -en parte- esta enorme diversidad fúngica no clasificada ('*dark taxa*'), particularmente en el suelo (Anthony *et al.*, 2023). Esto ha generado álgidos debates taxonómicos -entre otros, por la validez o no de usar ADN ambiental como tipo taxonómico- aun no resueltos (May & Hawksworth, 2024). Los hongos que habitan el suelo son particularmente complejos de investigar, pues 1 gramo de suelo puede tener varias miles de especies de hongos (Tedersoo *et al.*, 2022) y contener hasta 200 metros de hifas (FAO *et al.*, 2020). Es poco probable que varios de los conceptos ecológicos y evolutivos aplicados y desarrollados en sistemas animales capturen de forma precisa toda esta complejidad. Esto se evidencia en que por ejemplo y según el reporte "*State of the World's Plants and Fungi*" (Antonelli *et al.*, 2023), de 80500 especies de vertebrados que existirían en el planeta, se han descrito 74420 (92%); de 450 mil especies que existirían de plantas, se han descrito 400 mil (89%); y de 2,5 millones de especies que habrían de hongos, se han descrito solo 155 mil (6%).

Por otro lado, los hongos juegan importantes roles funcionales en los ecosistemas en que se integran. Entre los grandes roles funcionales de los hongos (descomposición, parasitismo, y simbiosis,) es la simbiosis la que aporta aristas de mayor interés para algunos conceptos y debates de la filosofía de la biología. Aunque existen varios otros tipos de simbiosis fúngicas, los líquenes y las micorrizas han sido los sistemas mejor estudiados, y que más pueden informar ciertos conceptos. Por ejemplo, una planta asociada a un hongo micorrízico (que a su vez se asocia a bacterias en sus hifas; Johnson & Marín, 2023), hace cuestionarse exactamente qué es un individuo y a qué nivel de la jerarquía biológica opera la selección natural. ¿Cómo definir la individualidad en estas relaciones estrechas, donde de hecho algunos phyla (Glomeromycota) no son de vida libre? ¿Opera la selección natural de modo independiente en cada hongo (y bacteria) y en la planta, u opera solo en el conjunto (el holobionte), o lo hace tanto

en el conjunto como en cada organismo individual simultáneamente? Debates similares han surgido recientemente respecto a los líquenes, y algunos autores consideran un liquen como un ecosistema (Hawksworth & Grube, 2024), mientras que otros se oponen a dicha visión (Sanders, 2024).

Así mismo, históricamente, la micología presenta un fuerte sesgo adaptacionista (Gould & Lewontin, 1979), según el cual todo carácter medido en los hongos se asume como una adaptación acumulada para optimizar a sus portadores (como los picos de los pinzones de Darwin o el ojo humano), pero no existe ningún motivo válido para este supuesto. Este sesgo adaptacionista es particularmente fuerte en la ecología de caracteres (Christie *et al.*, 2022; Streit & Bellwood, 2023), que se ha potenciado en la micología y en la ecología vegetal en los últimos años. Por último, quizás de modo mucho más intenso que cualquier otro tipo de organismo, como organismos con agencia, los hongos (particularmente los simbiontes) influyen fuertemente el ambiente en el que habitan, construyen su nicho, lo que tampoco ha sido muy considerado por gran parte de la comunidad micológica. Esto lleva a que se hayan ignorado preguntas tales como la cuestión acerca del efecto de la construcción de nicho en el modo en que se diversificaron los diferentes linajes de hongos, en sus roles ecosistémicos, o en la distribución de especies, entre otros. Así, los hongos constituyen un sistema ideal para plantearse y entender ciertas áreas activas de investigación de la filosofía de la biología.

La filosofía de la biología es una rama de la filosofía de la ciencia nacida en los años 60 del siglo XX gracias a los trabajos de David Hull y Michael Ruse (Ruse, 1989; Diéguex, 2012; Takacs & Ruse, 2013; ver Nicholson & Gawne, 2015 para una versión alternativa de esta historia). Algunos de estos primeros trabajos, en particular los trabajos de Hull, indagaban los fundamentos últimos de la biología misma y contribuían a debates conceptuales internos a la propia materia. Por ejemplo, Hull publicó varios trabajos sobre taxonomía, algunos en revistas importantes de biología, participando activamente en el debate entre cladistas y fenetistas (por ejemplo, Hull, 1979); así mismo, contribuyó activamente en el debate sobre las unidades de selección surgido tras la publicación de *El gen egoísta* (Dawkins, 1976), introduciendo la célebre distinción entre interactores y replicadores (Hull, 1980). Desde sus orígenes, la filosofía de la biología se ha ocupado de clarificar diferentes cuestiones inherentes a la biología: qué es una especie, qué es una adaptación, cómo conceptualizar y operacionalizar el concepto de *fitness*, cómo definir la vida, qué es la reproducción o cómo ocurre realmente la evolución, entre otras. La disciplina alcanzó mayor notoriedad e independencia en los años 80 del siglo XX, gracias a la aparición de *Biology & Philosophy*, y en los años 90 del siglo XX, con la aparición de *Ludus vitalis* y *Studies in the History and Philosophy of the Biological and Biomedical Sciences*. La creación de estas revistas ayudó a institucionalizar el campo.

Un problema de la filosofía de la biología que se ha llevado a cabo desde el surgimiento de la disciplina hasta nuestros días es su enorme sesgo hacia problemas derivados de la evolución, principalmente desde un enfoque centrado en lo que ocurre en genética de poblaciones o en el reino animal (Pradeu, 2017). Esto ha llevado a que se descuidaran problemas importantes, tales como los derivados de la micología (Molter, 2017), la microbiología (O’Malley, 2014),

la ecología (Justus, 2021), o la inmunología (Pradeu, 2011), entre otros. En los últimos años, estos campos han cobrado más importancia que antes, destacándose en particular el papel que ha jugado el estudio de la simbiosis (Suárez, 2018). Concretamente, la simbiosis se ha usado como “cabeza de turco” para repensar problemas que se creían “resueltos”. Estos incluyen el problema de la individualidad biológica (Booth, 2014a; Pradeu, 2016; Suárez, 2020), problemas en torno a la aplicación excesiva del programa adaptacionista (Lloyd & Wade, 2019), o problemas en torno al nivel en que sucede la selección natural o en que ocurre la adaptación (Suárez & Triviño, 2020).

En lo que sigue, revisamos el modo en que el estudio de los hongos y la filosofía actual de la biología se pueden nutrir mutuamente. Para ello, revisamos el modo en que algunos debates en ambos campos se iluminan mutuamente.

2. Individualidad fúngica y unidades de selección natural

La mayoría de biólogos definen un organismo individual como “un genoma en un organismo” (Folse & Roughgarden, 2010). Esta definición, basada en criterios genéticos es problemática para muchos tipos de organismos: plantas clonales y organismos modulares en general, insectos eusociales (como colonias de abejas y hormigas), y, en general, para holobiontes vegetales y animales, pues muchas funciones fundamentales para la supervivencia de los mismos, como la adquisición de ciertos nutrientes (Rodríguez & Redman, 2008) o la sanguivoría de los murciélagos (Suárez, 2020), se realizan exclusivamente por el microbioma que habita estos animales o plantas (y no por los animales o plantas en sí). A lo largo de la historia, se han propuesto diferentes definiciones de individuo biológico (Weismann, 1904; Huxley, 1932; Hull, 1978, 1980; Santelices, 1999; Clarke, 2010; Lidgard & Nyhart, 2017). En su trabajo sobre el tema, Clarke (2010) distingue hasta 13 propiedades o criterios para definir un individuo biológico: reproductivo, de ciclo de vida, genético, de sexo, de cuello de botella del ciclo de vida, separación entre líneas germinales y somáticas, mecanismos de vigilancia (*policing mechanisms*), límites espaciales, histocompatibilidad, maximización del *fitness*, cooperación y conflicto, co-dispersión, y criterios basados en las adaptaciones. Independientemente del criterio utilizado lo cierto es que la individualidad biológica se puede abordar desde distintas disciplinas como la evolución, la ecología, la biología del desarrollo, la fisiología, las ciencias cognitivas, y la inmunología (Pradeu, 2016). Pese al panorama presentado -que pareciera ser complejo- algunos consensos se han logrado respecto a la pregunta de la individualidad biológica (Pradeu, 2016): su definición depende del contexto científico (i.e., disciplina) en el cual se pregunte; esta pregunta debiese tener un carácter anti-antropomórfico, pues utilizar al ser humano como modelo de individualidad sesga inadecuadamente la respuesta; la individualidad biológica es intrínsecamente jerárquica y anidada, ya que puede realizarse en varios niveles diferentes de la vida (por ejemplo, al nivel de la célula y del organismo); la individualidad biológica viene en grados, donde algunos entes biológicos tienen un mayor grado de individualidad que otros; y, finalmente, evolutivamente han existido

transiciones hacia la individualidad, donde nuevos niveles de individualidad han emergido como resultado de la unión de entes que previamente eran distintos entre sí (Radzvilavicius & Blackstone, 2018).

Por su parte, pocas publicaciones han abordado conceptualmente la individualidad en hongos (Todd & Rayner, 1980; Rosendahl, 2008; Booth, 2014b; Molter, 2017, 2019a, b). Por ejemplo, Todd & Rayner (1980) argumentan que los individuos fúngicos -definidos bajo un criterio de límite espacial- sí existen y pueden ser identificados en poblaciones naturales siempre que los métodos correctos de muestreo y análisis sean empleados. Así, se sugiere que algunos mecanismos específicos como la incompatibilidad de heterocariontes, el antagonismo intraespecífico, y sistemas que prevén la fusión de hifas, operan para ‘definir’ el individuo fúngico en una población (Todd & Rayner, 1980). En algunos taxones de hongos, como Glomeromycota, que forman hongos micorrízicos arbusculares (HMA) con aproximadamente el 72% de las plantas vasculares terrestres (de un 86 % de plantas que forman asociaciones micorrízicas; Meng *et al.*, 2023), definir qué es un individuo, un clon, o un *genet* (conjunto de unidades separadas (*ramets*) que se derivan de una sola semilla o espora a través de crecimiento vegetativo, fragmentación, o reproducción asexual), ha resultado en general complicado (Rosendahl, 2008). Así, Rosendahl (2008) señala que el micelio que crece de una espora (sexual o asexual) constituye un individuo en términos físicos o fisiológicos, pero a continuación señala que los *genets*, en los hongos con reproducción asexual (como Glomeromycota), pueden estar constituidos de varias unidades funcionales independientes (*ramets*) que tienen el mismo origen. Si dicho origen no se conoce, se utiliza el término “clon” para varios hongos que tengan el mismo genotipo –aunque clones con el mismo origen acumulan mutaciones durante la meiosis. Adicionalmente, en Glomeromycota se ha registrado anastomosis entre micelio y raíces o entre hifas de esporas germinando (Mosse, 1959), incluso entre diferentes especies de HMA (Giovannetti *et al.*, 2001, 2004). A través de estas conexiones se ha registrado el movimiento de núcleos de HMA (Giovannetti *et al.*, 2003). Algunos autores argumentan que solo el micelio y los núcleos se ajustan a ciertas nociones de individualidad, como la del individuo Darwiniano de Godfrey-Smith (2009), específicamente en hongos heterocariontes (Booth, 2014b). El problema de estas definiciones centradas en heterocariontes, al menos para los HMA, es que dentro de una sola espora y/o hifa, se han reportado diferentes proporciones de núcleos homocariontes y heterocariontes (Kokkoris *et al.*, 2021). Finalmente, pocas explicaciones ecológicas o evolutivas se han dado al fenómeno de formación de esporocarpos, conglomerados de esporas de HMA altamente unidos, formando una estructura similar a una trufa (Jobim, 2020). Todas estas particularidades hacen que definir un individuo de HMA, ya sea a mediante un criterio de límite espacial o mediante un criterio genético, sea bastante difícil.

Algunos estudios sobre ejemplos emblemáticos de hongos de gran tamaño parecen haber utilizado una combinación de criterios genéticos y de límite espacial para determinar su tamaño. Así, para el hongo saprófito *Armillaria ostoyae* (Romagn.) Henrik en Oregon, Estados Unidos, se determinó que su *genet* más grande tenía una extensión de 965 hectáreas y una

edad estimada entre 1900 a 8650 años (Ferguson *et al.*, 2003), con una distancia máxima de 3810 metros entre cuerpos fructíferos del mismo *genet*. También utilizando un criterio genético y de límite espacial, en los hongos simbiontes, como el hongo ectomicorrízico *Amanita phalloides* (Vaill. ex Fr.) Link, la distancia máxima registrada ha sido de 10 metros (Golan *et al.*, 2024), en una población de California, Estados Unidos.

Recientemente, en algunas propuestas menos ortodoxas de la individualidad (es decir, que no aplican necesariamente un criterio genético), particularmente para plantas huésped y sus hongos micorrízicos, se ha sugerido que los hongos micorrízicos son una extensión de las raíces, pues existe una fuerte integración metabólica -particularmente en HMA- que vuelve no tan clara la individualidad, incluso desde un criterio de límite espacial (Bunn *et al.*, 2024). Esta integración funcional, puede interpretarse a su vez en términos del alineamiento de los intereses reproductivos (*fitness*) entre los componentes, incluso cuando algunos de estos componentes sean de especies diferentes (simbiontes). Cuando esto ocurre, se pueden generar dos situaciones: o bien un secuestro reproductivo del simbionte y una transferencia del *fitness* de los componentes al nivel jerárquico superior; o bien una situación intermedia en que solo algunos caracteres de los simbiontes estarían alineados con el nivel superior. Esta última situación generaría la evolución del conjunto mediante el mecanismo de “estabilidad de rasgos” (Suárez, 2020, 2021) el cual podría incluso llevar a la evolución de una organización funcional adaptativa a nivel superior (“adaptación hologenómica”; Suárez & Triviño, 2020), si las circunstancias ecológicas son las correctas. En esta línea, algunos autores (Johnson & Marín, 2023) proponen que el microbioma presente en las hifas de los HMA (la hifósfera), que es el que de hecho mineraliza nutrientes fundamentales en esta simbiosis, como el fósforo (Wang *et al.*, 2023; Zhang *et al.*, 2024), sean a su vez considerados como extensiones o parte de las hifas, pues como Zhang *et al.* (2024, p. 1) concluyen: los HMA “no funcionan de forma aislada [a las bacterias de la hifósfera] y el simbionte planta-micorriza puede reclutar bacterias beneficiosas que apoyan la simbiosis”.

Algunas definiciones de individualidad, incluida esta última (en la cual, existiría una integración metabólica entre plantas huésped, HMA, e hifósfera), hacen necesario cuestionarse en qué niveles de la jerarquía biológica opera la selección natural. Tradicionalmente, la ecología y evolución de hongos se han estudiado con un fuerte sesgo genético del proceso de selección natural. Esta visión puede resultar limitada para capturar la complejidad de fenómenos que ocurren en los hongos y en sus interacciones o relaciones simbióticas con otros organismos. La teoría de selección multinivel puede resultar especialmente útil para entender esta complejidad. La selección multinivel ocurre cuando la selección natural opera simultáneamente en al menos dos niveles de la jerarquía biológica (Okasha, 2006; Wilson & Wilson, 2007; Marín, 2024). La selección multinivel ocurre cuando grupos que contienen más individuos altruistas tienen mayor *fitness* que grupos que contienen más individuos egoístas, pese a que los individuos egoístas tengan mayor *fitness* que los altruistas dentro de sus respectivos grupos (Okasha, 2006; Wilson & Wilson, 2007). A su vez, la selección multinivel ocurre cuando existen caracteres grupales emergentes (detectables por técnicas como análisis contextual y la

ecuación de Price; ver Marín, 2016, 2021; Suárez & Lloyd, 2023; Lloyd, 2024), y no meramente agregativos (en este último caso, la selección “grupal” sería un mero espejismo de la selección a nivel inferior). Los caracteres grupales emergentes (como la media poblacional, o caracteres solo medibles a nivel poblacional, como la densidad) tienen efectos significativos en el éxito reproductivo de un individuo focal. Dichos efectos de los caracteres grupales o emergentes o contextuales se han demostrado cientos de veces, por ejemplo en estudios que investigan el fenómeno de la epistasis (cuando la expresión de un gen se modifica debido a la expresión/interacción con otros genes), o los efectos genéticos indirectos (Linksvayer *et al.*, 2009; Buttery *et al.*, 2010; Bijma, 2014; Xia *et al.*, 2021; Baud *et al.*, 2022). Recientemente, Burch *et al.* (2024) analizaron 1600 conjuntos de datos genómicos mediante un método específico de la genética cuantitativa (*line cross-analysis*), encontrando que la epistasis explica gran parte de la divergencia de los caracteres, particularmente caracteres de historia de vida en plantas y animales.

Hay tres argumentos en favor de la teoría de selección multinivel. En primer lugar, aunque a veces ignorada, existe amplia evidencia empírica de esta teoría tanto en laboratorio como en poblaciones naturales -revisiones sistemáticas se pueden encontrar en Wilson & Sober (1994), Goodnight & Stevens (1997), Eldakar & Wilson (2011), Goodnight (2015), Marín (2015, 2016, 2024), y en Hertler *et al.*, (2020). Segundo, el hecho de que entes biológicos tan complejos como un organismo o un gen, debieron haber evolucionado desde entes menos complejos. Tercero, la naturaleza polisémica del término “unidad de selección natural”, que tiene al menos tres significados diferentes (Suárez & Lloyd, 2023). Algunas unidades de selección natural presentan variación fenotípica y éxito reproductivo diferencial, porque interactúan directamente con el ambiente mediante sus caracteres (“Interactores”). Dicha interacción con el ambiente causa la replicación/reproducción/reconstitución diferencial del segundo tipo de unidades, los “Replicadores/Reproductores/Reconstitutores” (Suárez & Lloyd, 2023). Finalmente, un tercer tipo de unidad, los “Manifestadores de adaptaciones/agentes tipo 1”, manifiestan una acumulación y optimización de adaptaciones a lo largo del tiempo (por ejemplo, los picos de los pinzones de Darwin). No es lógico asumir que una sola entidad en la jerarquía biológica (como el gen o el organismo individual) presenta estos tres roles funcionales distintos. En su lugar, estas tres unidades funcionales diferentes deben examinarse *caso por caso* (Marín, 2024).

Pese a estos argumentos y a la amplia evidencia empírica, la teoría de selección multinivel apenas está empezando a ser aplicada en la micología, particularmente en hongos micorrízicos (Molter, 2019b; Johnson & Gibson, 2021; Johnson & Marín, 2023, 2024; Manyara *et al.*, 2023). La teoría de selección multinivel y el entender las unidades de selección desde una perspectiva polisémica, pueden ser sólidos marcos conceptuales para explicar algunos fenómenos en HMA: selección a nivel de núcleo (Jany & Pawłowska, 2010; Manyara *et al.*, 2023), los roles de mineralización del microbioma de la hifósfera (Faghihinia *et al.*, 2023; Wang *et al.*, 2023), los roles y la transmisión vertical de endobacterias viviendo dentro de las esporas (Bianciotto *et al.*, 2004; Lastovetsky *et al.*, 2024), la formación de esporocarpos

(Jobim, 2020), selección a nivel de poblaciones de esporas (VanKuren *et al.*, 2013), y el ensamblaje de holobiontes de plantas, asociadas a HMA (Johnson & Marín, 2023, 2024). Esperamos que en los próximos años aumente el interés por comprender los hongos desde una perspectiva de selección multinivel y no meramente genética, así como por acuñar un concepto de individualidad biológica que tenga a los hongos, y no solamente a los animales o plantas, como foco de partida.

3. Adaptaciones y adaptacionismo en hongos

Así como en ecología y evolución de hongos existe un fuerte sesgo genético de la evolución, también existe un fuerte sesgo adaptacionista. Este sesgo se puede interpretar de dos formas. Primero, que la selección natural es la única fuerza evolutiva *realmente* importante que explica la evolución de los caracteres (Orzack & Forber, 2010). Es ingenuo pensar que la selección natural sea la única fuerza evolutiva actuando en las poblaciones y cambiando los fenotipos a lo largo del tiempo. Como es bien sabido, existen múltiples factores evolutivos que cambian los fenotipos: las mutaciones genéticas, la recombinación, y la deriva genética (que afectan el patrón de herencia); la construcción de nicho, la plasticidad fenotípica, y otros procesos del desarrollo (que afectan la expresión de los caracteres, y por ende el proceso evolutivo); y finalmente, la inercia filética, *trade-offs* evolutivos, y restricciones del desarrollo (que afectan la composición de las poblaciones biológicas) (Suárez & Lloyd, 2023).

Segundo, un sesgo adaptacionista también puede interpretarse de modo metodológico. En este caso, consistiría en presuponer que cualquier carácter fenotípico es en último término el fruto de una historia de optimización para el rasgo en el nivel específico en que evoluciona. O, dicho de otro modo, presuponer que todo rasgo es fruto del “diseño” en el nivel específico en que evoluciona (lo que Suárez & Lloyd (2023) denominan “adaptaciones acumulativas” o “ingenieriles”). Esto es así pese a que muchos caracteres no son producto de un proceso de acumulación y optimización. Por ejemplo, el orgasmo femenino no es una adaptación de este tipo, sino más bien un resultado de la existencia de ciertos patrones de desarrollo compartidos entre machos y hembras humanos (Lloyd, 2005). Lo mismo ocurriría con los pezones masculinos. Por otro lado, ni siquiera todos los caracteres que muestran, en el presente, una correlación con el *fitness* del organismo que los porta, son adaptaciones acumulativas. Puede tratarse de meros “productos de la selección” (Suárez & Lloyd, 2023). Un ejemplo es el famoso caso del melanismo industrial en polillas (Kettlewell, 1955); en este caso, el aumento en la proporción de polillas negras no se debería a que el color negro es una optimización, sino sencillamente a que un rasgo pre-existente es co-optado para un proceso selectivo nuevo. Esto, de hecho, es un caso habitual cuando las exadaptaciones adoptan un nuevo rol en la relación organismo-ambiente y, en consecuencia, afectan al *fitness*. Su proporción cambia con el tiempo porque, en el presente, afectan al *fitness* de su portador, pero su estado actual no es fruto de una historia evolutiva *para hacer eso* ni de un proceso acumulativo.

Históricamente, estos sesgos adaptacionistas vienen precisamente de la “Escuela Adaptacionista” de pensamiento evolutivo, que tiene sus orígenes en las publicaciones de Sir Ronald Fisher (Goodnight & Stevens, 1997; Suárez & Lloyd, 2023; Marín, 2024). En dicho marco conceptual, se observan patrones, como la apariencia de optimización a un nivel, y se tratan de inferir procesos, como la historia evolutiva que haya podido llevar a tal optimización, la cual se toma como “sorprendente”. En contraste, la “Escuela de Cambio Evolutivo”, originada por Sewall Wright (Goodnight & Stevens, 1997; Suárez & Lloyd, 2023; Marín, 2024), estudia en tiempo real el proceso de selección natural (es decir, no se infiere nada), siendo su objetivo central entender cómo distintos factores evolutivos (incluyendo la selección natural, entre otros), cambian la composición de las poblaciones a través del tiempo. La Escuela Adaptacionista tiene unos supuestos poco realistas: las poblaciones son enormes (casi infinitas), no tienen estructura, y las interacciones son completamente al azar; la epistasis es inexistente o poco importante; y existe un único pico adaptativo (es decir, una única combinación de genes o caracteres que maximiza el éxito reproductivo) (Marín, 2024). Estos supuestos no están presentes en la Escuela de Cambio Evolutivo, donde las poblaciones son pequeñas y medianas, son estructuradas, las interacciones no son al azar, la epistasis es importante (como fue demostrado por Burch *et al.*, 2024), y existen múltiples picos adaptativos (probados de forma empírica por Wade & Goodnight, 1991; Blum, 2002; Mallet, 2010; Chouteau & Angers, 2012; y Papkou *et al.*, 2023, entre otros).

Pese a que en la literatura genética (Goodnight & Stevens, 1997) y de filosofía de la biología (Lloyd, 2015, 2024) estos sesgos adaptacionistas han sido denunciados sistemáticamente, no ha pasado lo mismo en la micología, donde se sigue dando un rol central a una visión genética de la evolución, a la selección natural como único factor evolutivo, y donde mayormente se investiga desde la Escuela Adaptacionista de pensamiento evolutivo, interesada solamente en las adaptaciones acumuladas. Urge por tanto preguntarse, en primer lugar, si todo carácter que se mida en un hongo, o en un hongo y/o planta asociados entre sí, es necesariamente adaptativo o el resultado de otro factor evolutivo. Y, en segundo lugar, si dicha adaptación es acumulada y optimizada en el tiempo (como los picos de los pinzones de Darwin), o si es una adaptación producto de la selección (como el melanismo industrial en polillas). La ecología de caracteres de hongos se ha disparado en los últimos años (Aguilar-Trigueros *et al.*, 2014, 2015, 2022; Zanne *et al.*, 2020), particularmente en hongos micorrízicos (Chaudhary *et al.*, 2022). Sin embargo, en dicha ecología de caracteres poco o nada se ha cuestionado si todos los caracteres medidos son adaptaciones o no, y para las que sí son adaptaciones, si estas son acumuladas o producto de selección.

Para finalizar, es notable que en micología las explicaciones no-adaptativas a fenómenos organísmicos son relativamente escasas. Por ejemplo, Kuhar *et al.*, (2022) parecen utilizar argumentos que van en la línea de restricción del desarrollo para explicar las limitadas posibilidades que muestran las configuraciones himeniales en Agaricomycetes. De forma similar, recientemente, Bunn *et al.*, (2024) han argumentado que la transferencia de carbón desde las plantas a los hongos micorrízicos está dada por la estequiometría de nutrientes y la diná-

mica fuente-sumidero entre plantas y hongos, y no por un proceso de reciprocidad directa (proceso adaptativo) donde cierto número de unidades de carbono son intercambiados por cierto número de unidades de nitrógeno y/o fósforo. Estas investigaciones son importantes, pues permiten entender la complejidad del mundo biológico en toda su extensión, por lo que creemos que aumentarán sustancialmente en los próximos años.

4. Agencia, cognición, y construcción de nicho en hongos

El concepto de agencia ocupa un lugar central en filosofía de la biología actual (Fábregas-Tejeda *et al.*, 2024). Rosslenbroich *et al.*, (2024, p. 3) definen la agencia como “la *actividad autónoma* global del organismo para mantener las funciones vitales, para establecer y defender su autonomía procesal relativa, y para operar dentro del entorno”. Estos autores concluyen que la agencia es un principio general de estar vivo, ya que incluso los procesos más básicos como el metabolismo, el procesamiento de información, y la formación de materia orgánica constituyen una actividad intrínseca, que por ende pueden ser descritos como agencia (Rosslenbroich *et al.*, 2024). Rosslenbroich *et al.*, (2024) argumentan además, que los conceptos (o propiedades del organismo) “agencia” y “autonomía” están estrechamente relacionados. Así, en la historia evolutiva, un aumento de la autonomía (es decir, un incremento en la versatilidad y flexibilidad del comportamiento) coincide con un incremento en los niveles de agencia. Finalmente, Rosslenbroich *et al.*, (2024) señalan que existen distintos niveles de agencia. En esto último coincide Okasha (2024), quien clasifica a los agentes biológicos en cuatro: agente mínimo, agente inteligente, agente racional, y agente intencional. De acuerdo a Okasha (2024, p. 8), “El concepto mínimo de agencia es simplemente el de *hacer algo*”, lo que es equivalente al ‘comportamiento’. Existe una diferencia intuitiva entre algo que un ente hace en contraste con algo que le sucede. Es decir, existe una diferencia entre causas internas y causas externas. Muchos entes biológicos pueden considerarse agentes mínimos: las células, los órganos, las mitocondrias, las bacterias, ya que todos hacen algo (metabolismo, alimentarse, etc.). Otros agentes, como las especies cuando se extinguén, no pueden considerarse agentes mínimos, pues extinguirse es algo que les sucede, pero no algo que *hacen*. La definición de agente inteligente, por otro lado deriva del estudio de la inteligencia artificial (Russell & Norvig, 1995), definiéndose como cualquier ente que percibe su entorno y cambia su comportamiento como respuesta. Ejemplos de agentes inteligentes incluyen termostatos, software, y robots, pero también prácticamente todo tipo de organismos, desde microorganismos hasta animales, y también entes biológicos por debajo del nivel orgánico, como las células, los organelos, y el sistema inmune (Okasha, 2024), ya que todos estos entes exhiben respuestas adaptativas a estímulos ambientales.

Una tercera definición de agente -el agente racional- proviene de las ciencias económicas. Así, un agente racional es definido como “aquel cuyas elecciones maximizan su utilidad” (Okasha 2024, p. 9). Cualquier organismo que pueda elegir entre distintas alternativas o tomar decisiones es potencialmente un agente racional (Okasha, 2024). Un agente racional

elige entre acciones alternativas, eligiendo la alternativa que maximizará su utilidad, es decir, el agente racional evalúa las posibles consecuencias de cada acción y elige la acción que *probablemente* le traiga mejores resultados, de acuerdo a sus *creencias probabilísticas* (Okasha, 2017). Muchos tipos de organismos con un sistema nervioso constituyen agentes racionales: las abejas eligen qué flores visitar, las mariposas eligen dónde depositar sus huevos, las aves elijen con quién aparearse. Finalmente, desde la filosofía de la mente y de la acción se propone el concepto de agente intencional, donde un agente no solo se *comporta* (como el agente mínimo), sino que *actúa*, lo que quiere decir que el comportamiento es debidamente causado por los estados psicológicos del agente, como sus creencias, deseos, e intenciones (Okasha, 2024). Este concepto de agencia está estrechamente relacionado a la capacidad de razonar, como se entiende clásicamente (Haidt, 2012). Algunos autores afirman que solo los seres humanos constituyen agentes intencionales, mientras que otros argumentan que no tenemos la suficiente información del funcionamiento cerebral de vertebrados como primates, cetáceos, aves, entre otros, para descartarlos como agentes intencionales (Carruthers, 2006; Andrews & Monsó, 2021).

Entonces, de acuerdo a la clasificación de Okasha (2024), vale preguntarse, ¿qué tipo de agentes son los hongos? Denominar a los hongos como agente mínimos (que hacen algo) e inteligentes (que perciben su entorno y cambian su comportamiento como respuesta), no debiese generar polémica, así como tampoco, descartarlos como agentes intencionales. Es claro que los hongos perciben su entorno de múltiples formas y cambian su comportamiento como respuesta a diversos estímulos y señales ambientales. Ahora bien, diversos estudios enfocados en el comportamiento de exploración del micelio (Olsson & Hansson, 1995; Boddy, 2010; Aleklett *et al.*, 2021), ciertamente hacen cuestionarse si los hongos *pudiesen* ser un agente racional. Por ejemplo, tras una serie de experimentos controlados, Fukasawa *et al.*, (2020) encontraron clara evidencia de que el hongo saprófito *Phanerochaete velutina* (DC.) P.Karst. tiene memoria espacial y la capacidad de resolver problemas espaciales, además de poder reparar su micelio cuando fue dañado en el experimento, ya que el hongo creció hacia sí mismo y en una dirección donde los recursos fueron más abundantes. En el Mixomiceto modelo *Physarum polycephalum* Schwein. (que aunque no es un hongo y pertenece al reino Protista, presenta bastantes similitudes morfológicas, fisiológicas, y comportamentales con los hongos) cómo su plasmodio optimiza la estructura de su red para evitar áreas poco favorables (Nakagaki *et al.*, 2004; Tero *et al.*, 2010), para resolver laberintos (Nakagaki *et al.*, 2000), y para determinar heurísticamente cuándo abandonar antiguas fuentes de alimento (Latty & Beekman, 2015). En este Mixomiceto también existe evidencia de memoria espacial, que les permite evitar áreas previamente exploradas (Reid *et al.*, 2012). Así, Latty & Beekman (2015) consideran que estos Mixomicetos poseen inteligencia y habilidades cognitivas. La importancia de este protista modelo en la filosofía de la biología ha sido recientemente destacada por Sims (2024). Los hongos parecen tener estrategias similares en cuanto a la toma de ‘decisiones’ por parte del micelio (Arellano-Caicedo *et al.*, 2021; 2023). En un estudio en el que se utilizaron chips microfluídicos que simulan estructuras artificiales de suelo, Hammer

et al., (2024) encontraron que las hifas de HMA exploraron largas distancias cuando los chips no tenían nutrientes, preferían pasajes rectos en lugar de tortuosos, hicieron anastomosis, y se ramificaron de gran forma al encontrar obstáculos. Finalmente, en algunos grupos de hongos se han registrado procesos que podrían considerarse como mecanismos de comunicación, tales como su actividad eléctrica (Adamatzky, 2022; Mayne *et al.*, 2023) o la transferencia de microRNAs entre plantas huésped y hongos ectomicorrízicos para regular esta simbiosis (Wong-Bajracharya *et al.*, 2022). ¿Son estas observaciones experimentales de la toma de ‘decisiones’ por parte de los hongos (por ejemplo, preferir pasajes rectos) o de comunicación suficientes para considerar a los hongos como agentes racionales? Creemos que esta es una pregunta abierta y que debería explorarse con más profundidad.

Un concepto estrechamente relacionado con el de agente racional es el de cognición (ya mencionado antes para los Mixomicetos; Latty & Beekman, 2015). Basándose en la Hipótesis de la Cognición Extendida (Clark & Chalmers, 1998) según la cual, la cognición ocurre también más allá de los límites del cuerpo, abarcando el entorno, Parise *et al.*, (2020) argumentan que este tipo de cognición se presenta en plantas y en parte podría explicar la complejidad de su comportamiento. Particularmente, se sugiere que las habilidades cognitivas de las plantas se extienden a través de la zona de influencia de las raíces (la rizósfera), particularmente los hongos micorrízicos (Parise *et al.*, 2020). Este concepto de Cognición Extendida en Plantas ha sido desarrollado en posteriores artículos (Parise *et al.*, 2022; Parise & Marder, 2023; Marder & Parise, 2024), que incluyen argumentos teóricos y empíricos de este marco conceptual. Los hongos micorrízicos, y muy probablemente los hongos endófitos (Hoysted *et al.*, 2023), constituyen una parte central de la Cognición Extendida en Plantas, pero es necesario preguntarse si la relación simétrica también se da. Es decir, si los hongos micorrízicos son parte de la Cognición Extendida en plantas, ¿puede considerarse a estas últimas como parte de la Cognición Extendida en hongos? Una posible respuesta a esta pregunta puede consistir en adoptar una postura parte-dependiente (Suárez & Stencel, 2020; Suárez, 2023), según la cual que se dé una relación en una dirección no implica que la relación recíproca también deba darse (es decir, que los hongos sean parte de la Cognición Extendida de las plantas no se sigue que las últimas sean parte de la Cognición Extendida de los primeros). Ahora bien, un punto que enfatiza la teoría parte-dependiente es la necesidad de estudiar a cada parte por separado como mejor método de reconocer lo que realmente ocurre a nivel biológico.

A la pregunta sobre la Cognición Extendida en los hongos micorrízicos cabría añadir la pregunta de si existe algún otro tipo de hongos, como los Macromicetos saprófitos o patógenos, que también pudiesen entrar dentro del mismo marco conceptual. O en general, ¿tienen cognición extendida los hongos? Y si es así, ¿qué grupos o taxones la tienen? Estas también son preguntas abiertas que requieren futura indagación.

Finalmente, otro concepto estrechamente relacionado con el de agencia es el de construcción de nicho (Odling-Smeel 2024), que constituye un factor evolutivo (Lloyd, 2015; Suárez & Lloyd, 2023), ya que afecta la expresión de los caracteres en las poblaciones. La construcción de nicho es una consecuencia evolutiva de la agencia de los organismos, pues

requiere, mínimamente, que estos sean capaces de interactuar con el ambiente de un modo que les permita “esquivar” los obstáculos que este plantea sin tener para ello que modificar sus rasgos por selección natural. Baedke *et al.*, (2021) han identificado hasta cinco definiciones de construcción de nicho: externa, constitutiva, relacional (Aaby & Ramsey, 2019), física, y experiencial (Chiu, 2019). No es nuestra intención aquí argumentar sobre cuál definición es más válida, cómo difieren entre sí, o cómo afecta la construcción de nicho exactamente a la “lucha por la existencia” que está en la base de la evolución. Precisamente, lo que refleja el artículo de Baedke *et al.*, (2021) es que se necesita más trabajo conceptual, filosófico, y empírico para aclarar los términos que sustentan el concepto de ‘construcción de nicho’. Sin embargo, aun utilizando la definición más sencilla de este concepto: la modificación de factores físicos en su entorno por parte de los organismos (Chiu, 2019), es claro que los hongos -quizás como ningún otro organismo- participan en gran medida en la construcción de su nicho (Six, 2020; Chakraborty *et al.*, 2022; García-Montero *et al.*, 2024). Aunque no se le diga de esa forma, la construcción de nicho es parte central de conceptos ampliamente utilizados y probados empíricamente en ecología vegetal, como los *plant-soil feedbacks* (en español: retroalimentación planta-suelo) (Bever *et al.*, 1997; Kulmatiski *et al.*, 2008; van der Putten *et al.*, 2013), donde los hongos micorrízicos juegan un rol preponderante. De forma simple, un proceso de retroalimentación planta-suelo ha sido definido como aquel donde las plantas cambian la biología, la química, y la estructura física del suelo, cambios que a su vez afectan el éxito reproductivo de las plantas (van der Putten *et al.*, 2013).

5. Conclusiones

Cualquiera que lea este trabajo podrá preguntarse para qué una filosofía fúngica. ¿No son la filosofía y la micología actividades de por sí bastante complejas para andar enredándolas más? Nosotros creemos que pocas opiniones podrían estar más equivocadas. En el siglo XVIII, Kant famosamente afirmó que la experiencia sin conceptos es ciega, mientras que los conceptos sin experiencia son vacíos. Con ello denunciaba, aunque indirectamente, no solo aquellas prácticas “científicas” que no se basaban en fundamentos metafísicos sólidos que las sustentaran y ordenaran sistemáticamente, sino también aquellas prácticas típicas de la metafísica “dogmática” de su época que exploraban únicamente sus conceptos, sin pararse a reflexionar ni un segundo acerca de la base empírica de los mismos. Creemos que esta afirmación de Kant, y su diagnóstico, pueden trasladarse hoy perfectamente al tipo de interrelación que creemos que la filosofía de la biología y la micología deben establecer. Se han acabado los tiempos de centrarse únicamente en genes, en animales, o en conceptos simples derivados de estos sistemas. El mundo biológico es amplio, excelsor, y muy complejo. Si queremos entenderlo bien, necesitamos que la filosofía nos asista para desarrollar los conceptos adecuados. Pero esta, a su vez, necesita del mundo fúngico para poder nutrirse y desarrollar conceptos más precisos, que permitan capturar la total complejidad del mundo natural. Creemos, pues, que la biología y la filosofía de la biología futura serán fúngicas o, sencillamente, no serán.

Agradecimientos

A Roberto Godoy y Cristian Riquelme por comentarios y sugerencias. C.M. agradece la financiación del Fondo Nacional de Desarrollo Científico y Tecnológico (Fondecyt Regular No. 1240186, ANID – Chile, convocatoria 2024) y de la Convocatoria Nacional Subvención a Instalación en la Academia Convocatoria Año 2021 (ANID – Chile), Folio No. SA77210019. J.S. agradece la financiación del Ministerio de Ciencia e Innovación (proyecto “Una exploración de la Filosofía de los Linajes en la Biología Contemporánea”, PID2022-137993NA-I00) y de la Fundación BBVA (Beca Leonardo, “Un examen ontológico de las Transiciones Mayores en la Evolución”, LEO23-2-9791-HUM-FIF-22). La Fundación no se responsabiliza de las opiniones o contenidos de este proyecto, que son responsabilidad absoluta de sus autores.

Referencias bibliográficas

- Aaby, B. H., & Ramsey, G. (2022). Three kinds of niche construction. *The British Journal for the Philosophy of Science*, 73(2), 351-372. <https://doi.org/10.1093/bjps/axz054>
- Adamatzky, A (2022). Language of fungi derived from their electrical spiking activity. *Royal Society Open Science*, 9(4), 211926. <https://doi.org/10.1098/rsos.211926>
- Aguilar-Trigueros, C. A., Boddy, L., Rillig, M. C., & Fricker, M. D. (2022). Network traits predict ecological strategies in fungi. *ISME Communications*, 2(1), 2. <https://doi.org/10.1038/s43705-021-00085-1>
- Aguilar-Trigueros, C. A., Hempel, S., Powell, J. R., Anderson, I. C., Antonovics, J., Bergmann, J., ... & Rillig, M. C. (2015). Branching out: towards a trait-based understanding of fungal ecology. *Fungal Biology Reviews*, 29(1), 34-41. <https://doi.org/10.1016/j.fbr.2015.03.001>
- Aguilar-Trigueros, C. A., Powell, J. R., Anderson, I. C., Antonovics, J., & Rillig, M. C. (2014). Ecological understanding of root-infecting fungi using trait-based approaches. *Trends in Plant Science*, 19(7), 432-438. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2014.02.006>
- Aleklett, K., Ohlsson, P., Bengtsson, M., & Hammer, E. C. (2021). Fungal foraging behaviour and hyphal space exploration in micro-structured Soil Chips. *The ISME Journal*, 15(6), 1782-1793. <https://doi.org/10.1038/s41396-020-00886-7>
- Andrews, K., & Monsó, S. (2021). Animal cognition. En E. N. Zalta (Ed.), *The Stanford Encyclopedia of Philosophy (Spring 2021 edition)*. <https://plato.stanford.edu/entries/cognition-animal/>
- Anthony, M. A., Bender, S. F., & van der Heijden, M. G. (2023). Enumerating soil biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 120(33), e2304663120. <https://doi.org/10.1073/pnas.2304663120>

- Antonelli, A., Fry, C., Smith, R. J., Eden, J., Govaerts, R. H. A., Kersey, P., ... & Zuntini, A. R. (2023). *State of the World's Plants and Fungi 2023*. Royal Botanic Gardens, Kew. <https://doi.org/10.34885/wnwn-6s63>
- Arellano-Caicedo, C., Ohlsson, P., Bengtsson, M., Beech, J. P., & Hammer, E. C. (2021). Habitat geometry in artificial microstructure affects bacterial and fungal growth, interactions, and substrate degradation. *Communications Biology*, 4(1), 1226. <https://doi.org/10.1038/s42003-021-02736-4>
- Arellano-Caicedo, C., Ohlsson, P., Bengtsson, M., Beech, J. P., & Hammer, E. C. (2023). Habitat complexity affects microbial growth in fractal maze. *Current Biology*, 33(8), 1448-1458. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2023.02.064>
- Baedke, J., Fábregas-Tejeda, A., & Prieto, G. I. (2021). Unknotting reciprocal causation between organism and environment. *Biology & Philosophy*, 36(5), 48. <https://doi.org/10.1007/s10539-021-09815-0>
- Baldrian, P., Větrovský, T., Lepinay, C., & Kohout, P. (2022). High-throughput sequencing view on the magnitude of global fungal diversity. *Fungal Diversity*, 114(1), 539-547. <https://doi.org/10.1007/s13225-021-00472-y>
- Baud, A., McPeek, S., Chen, N., & Hughes, K. A. (2022). Indirect genetic effects: A cross-disciplinary perspective on empirical studies. *Journal of Heredity*, 113(1), 1-15. <https://doi.org/10.1093/jhered/esab059>
- Bever, J. D., Westover, K. M., & Antonovics, J. (1997). Incorporating the soil community into plant population dynamics: the utility of the feedback approach. *Journal of Ecology*, 85(5), 561-573. <https://doi.org/10.2307/2960528>
- Bianciotto, V., Genre, A., Jargeat, P., Lumini, E., Bécard, G., & Bonfante, P. (2004). Vertical transmission of endobacteria in the arbuscular mycorrhizal fungus *Gigaspora margarita* through generation of vegetative spores. *Applied and Environmental Microbiology*, 70(6), 3600-3608. <https://doi.org/10.1128/AEM.70.6.3600-3608.2004>
- Bijma, P. (2014). The quantitative genetics of indirect genetic effects: A selective review of modelling issues. *Heredity*, 112(1), 61-69. <https://doi.org/10.1038/hdy.2013.15>
- Blum, M. J. (2002). Rapid movement of a *Heliconius* hybrid zone: evidence for phase III of Wright's shifting balance theory?. *Evolution*, 56(10), 1992-1998. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2002.tb00125.x>
- Boddy, L., Hynes, J., Bebber, D. P., & Fricker, M. D. (2009). Saprotrophic cord systems: dispersal mechanisms in space and time. *Mycoscience*, 50(1), 9-19. <https://doi.org/10.1007/S10267-008-0450-4>
- Booth, A. (2014a). Symbiosis, selection, and individuality. *Biology & Philosophy*, 29, 657-673. <https://doi.org/10.1007/s10539-014-9449-8>

- Booth, A. (2014b). Populations and individuals in heterokaryotic fungi: a multilevel perspective. *Philosophy of Science*, 81(4), 612-632. <https://doi.org/10.1086/677953>
- Bunn, R. A., Corrêa, A., Joshi, J., Kaiser, C., Lekberg, Y., Prescott, C. E., ... & Karst, J. (2024). What determines transfer of carbon from plants to mycorrhizal fungi? *New Phytologist*, 244, 1199-1215. <https://doi.org/10.1111/nph.20145>
- Burch, J., Chin, M., Fontenot, B. E., Mandal, S., McKnight, T. D., Demuth, J. P., & Blackmon, H. (2024). Wright was right: leveraging old data and new methods to illustrate the critical role of epistasis in genetics and evolution. *Evolution*, 78(4), 624-634. <https://doi.org/10.1093/evolut/qpae003>
- Buttrey, N. J., Thompson, C. R. L., & Wolf, J. B. (2010). Complex genotype interactions influence social fitness during the developmental phase of the social amoeba *Dictyostelium discoideum*. *Journal of Evolutionary Biology*, 23(8), 1664-1671. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2010.02032.x>
- Carruthers, P. (2006). *The architecture of the mind*. Oxford University Press.
- Chakraborty, A., Mori, B., Rehermann, G., Hernández García, A., Lemmen-Lechelt, J., Hagman, A., ... & Becher, P. G. (2022). Yeast and fruit fly mutual niche construction and antagonism against mould. *Functional Ecology*, 36(7), 1639-1654. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14054>
- Chaudhary, V. B., Holland, E. P., Charman-Anderson, S., Guzman, A., Bell-Dereske, L., Cheeke, T. E., ... & Helgason, T. (2022). What are mycorrhizal traits? *Trends in Ecology & Evolution*, 37(7), 573-581. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2022.04.003>
- Chi, L. (2019). Decoupling, commingling, and the evolutionary significance of experiential niche construction. In: T. Uller, & K. N. Laland. (Eds.), *Evolutionary causation: biological and philosophical reflections* (pp. 299-322). MIT Press. <https://doi.org/10.7551/mitpress/11693.003.0015>
- Chouteau, M., & Angers, B. (2012). Wright's shifting balance theory and the diversification of aposematic signals. *PloS One*, 7(3), e34028. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0034028>
- Christie, J. R., Brusse, C., Bourrat, P., Takacs, P., & Griffiths, P. E. (2022). Are biological traits explained by their 'selected effect' functions?. *Australasian Philosophical Review*, 6(4), 335-359. <https://doi.org/10.1080/24740500.2024.2370630>
- Clark, A., Chalmers, D. (1988). The extended mind. *Analysis*, 58(1), 7-19. <https://doi.org/10.1093/analys/58.1.7>
- Clarke, E. (2010). The problem of biological individuality. *Biological Theory*, 5(4), 312-325. https://doi.org/10.1162/BIOT_a_00068

- Culumber, Z. W., Anaya-Rojas, J. M., Booker, W. W., Hooks, A. P., Lange, E. C., Pluer, B., ... & Travis, J. (2019). Widespread biases in ecological and evolutionary studies. *BioScience*, 69(8), 631-640. <https://doi.org/10.1093/biosci/biz063>
- Dawkins, R. (1976). *The selfish gene*. Oxford University Press.
- Diéguez, A. (2012). *La vida bajo escrutinio*. Biblioteca Buridán.
- Eldakar, O. T., & Wilson, D. S. (2011). Eight criticisms not to make about group selection. *Evolution*, 65(6), 1523–1526. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2011.01290.x>
- Fábregas-Tejeda, A., Baedke, J., Prieto, G. I., & Radick, G. (Eds.) (2024). *The Riddle of Organismal Agency: New Historical and Philosophical Reflections*. Routledge.
- Faghihinia, M., Jansa, J., Halverson, L. J., & Staddon, P. L. (2023). Hyphosphere microbiome of arbuscular mycorrhizal fungi: a realm of unknowns. *Biology and Fertility of Soils*, 59(1), 17-34. <https://doi.org/10.1007/s00374-022-01683-4>
- FAO, ITPS, GSBI, SCBD, EC. (2020). *State of knowledge of soil biodiversity – Status, challenges and potentialities, Report 2020*. FAO. <https://doi.org/10.4060/cb1928en>
- Ferguson, B. A., Dreisbach, T. A., Parks, C. G., Filip, G. M., & Schmitt, C. L. (2003). Coarse-scale population structure of pathogenic Armillaria species in a mixed-conifer forest in the Blue Mountains of northeast Oregon. *Canadian Journal of Forest Research*, 33(4), 612-623. <https://doi.org/10.1139/x03-065>
- Folse III, H. J., & Roughgarden, J. (2010). What is an individual organism? A multilevel selection perspective. *The Quarterly Review of Biology*, 85(4), 447-472. <https://doi.org/10.1086/656905>
- Fukasawa, Y., Savoury, M., & Boddy, L. (2020). Ecological memory and relocation decisions in fungal mycelial networks: responses to quantity and location of new resources. *The ISME Journal*, 14(2), 380-388. <https://doi.org/10.1038/s41396-019-0536-3>
- García-Montero, L. G., Monleón, V. J., Valverde-Asenjo, I., Menta, C., & Kuyper, T. W. (2024). Niche construction by two ectomycorrhizal truffle species (*Tuber aestivum* and *T. melanosporum*). *Soil Biology and Biochemistry*, 189, 109276. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2023.109276>
- Giovannetti, M., Fortuna, P., Citernesi, A. S., Morini, S., & Nuti, M. P. (2001). The occurrence of anastomosis formation and nuclear exchange in intact arbuscular mycorrhizal networks. *New Phytologist*, 151(3), 717-724. <https://doi.org/10.1046/j.0028-646x.2001.00216.x>
- Giovannetti, M., Sbrana, C., Avio, L., & Strani, P. (2004). Patterns of below-ground plant interconnections established by means of arbuscular mycorrhizal networks. *New Phytologist*, 164(1), 175-181. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01145.x>

- Giovannetti, M., Sbrana, C., Strani, P., Agnolucci, M., Rinaudo, V., & Avio, L. (2003). Genetic diversity of isolates of *Glomus mosseae* from different geographic areas detected by vegetative compatibility testing and biochemical and molecular analysis. *Applied and Environmental Microbiology*, 69(1), 616-624. <https://doi.org/10.1128/AEM.69.1.616-624.2003>
- Godfrey-Smith, P. (2009). *Darwinian populations and natural selection*. Oxford University Press.
- Golan, J., Wang, Y. W., Adams, C. A., Cross, H., Elmore, H., Gardes, M., ... & Pringle, A. (2024). Death caps (*Amanita phalloides*) frequently establish from sexual spores, but individuals can grow large and live for more than a decade in invaded forests. *New Phytologist*, 242(4), 1753-1770. <https://doi.org/10.1111/nph.19483>
- Goodnight, C. J. (2015). Multilevel selection theory and evidence: A critique of Gardner, 2015. *Journal of Evolutionary Biology*, 28(9), 1734-1746. <https://doi.org/10.1111/jeb.12685>
- Goodnight, C. J., & Stevens, L. (1997). Experimental studies of group selection: What do they tell us about group selection in nature? *The American Naturalist*, 150(S1), S59-S79. <https://doi.org/10.1086/286050>
- Gould S. J., & Lewontin R. C. (1979). The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 205(1161), 581-598. <http://doi.org/10.1098/rspb.1979.0086>
- Haidt, J. (2012). *The righteous mind: Why good people are divided by politics and religion*. New York Pantheon.
- Hammer, E. C., Arellano-Caicedo, C., Mafla-Endara, P. M., Kiers, E. T., Shimizu, T., Ohlsson, P., & Aleklett, K. (2024). Hyphal exploration strategies and habitat modification of an arbuscular mycorrhizal fungus in microengineered soil chips. *Fungal Ecology*, 67, 101302. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2023.101302>
- Hawksworth, D. L., & Grube, M. (2024). Reflections on lichens as ecosystems. *New Phytologist*, 241(3), 972-973. <https://doi.org/10.1111/nph.19418>
- Hertler, S. C., Figueredo, A. J., & Peñaherrera-Aguirre, M. (2020). *Multilevel selection: Theoretical foundations, historical examples, and empirical evidence*. Springer Nature.
- Hoysted, G. A., Field, K. J., Sinanaj, B., Bell, C. A., Bidartondo, M. I., & Pressel, S. (2023). Direct nitrogen, phosphorus and carbon exchanges between Mucoromycotina 'fine root endophyte' fungi and a flowering plant in novel monoxenic cultures. *New Phytologist*, 238(1), 70-79. <https://doi.org/10.1242/jeb.116533>
- Hull, D. L. (1978). A matter of individuality. *Philosophy of Science*, 45(3), 335-360. <https://doi.org/10.1086/288811>

- Hull, D. L. (1980). Individuality and selection. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11, 311-332.
- Hull, David L. (1979). The Limits of Cladism. *Systematic Zoology* 28(4), 416-440. <https://doi.org/10.2307/sysbio/28.4.416>
- Huxley, J. S. (1932). *The individual in the animal kingdom*. MIT Press.
- Jany, J. L., & Pawłowska, T. E. (2010). Multinucleate spores contribute to evolutionary longevity of asexual Glomeromycota. *The American Naturalist*, 175(4), 424-435. <https://doi.org/10.1086/650725>
- Jobim, K. (2020). *Espécies esporocárpicas de fungos micorrízicos arbusculares (Glomeromycota): taxonomia, sistemática e evolução*. Doctoral Thesis, Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Brazil.
- Johnson, N. C., & Gibson, K. S. (2021). Understanding multilevel selection may facilitate management of arbuscular mycorrhizae in sustainable agroecosystems. *Frontiers in Plant Science*, 11, 627345. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.627345>
- Johnson, N. C., & Marín, C. (2023). Microbial villages in the geography of arbuscular mycorrhizal symbioses. *New Phytologist*, 238(2). <https://doi.org/10.1111/nph.18803>
- Johnson, N.C., & Marín, C. (2024). Functional team selection: a framework for local adaptation in plants and their belowground microbiomes. *EcoEvoRxiv*. <https://doi.org/10.32942/X27G91>
- Justus, J. (2021). *The philosophy of ecology: An introduction*. Cambridge University Press.
- Kettlewell, H. B. D. (1955). Selection experiments on industrial melanism in the Lepidoptera. *Heredity*, 9(3), 323-342.
- Kokkoris, V., Chagnon, P. L., Yildirir, G., Clarke, K., Goh, D., MacLean, A. M., ... & Corradi, N. (2021). Host identity influences nuclear dynamics in arbuscular mycorrhizal fungi. *Current Biology*, 31(7), 1531-1538. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.01.035>
- Kuhar, F., Terzzoli, L., Nouhra, E., Robledo, G., & Mercker, M. (2022). Pattern formation features might explain homoplasy: fertile surfaces in higher fungi as an example. *Theory in Biosciences*, 141(1), 1-11. <https://doi.org/10.1007/s12064-022-00363-z>
- Kulmatiski, A., Beard, K. H., Stevens, J. R., & Cobbold, S. M. (2008). Plant–soil feedbacks: a meta-analytical review. *Ecology Letters*, 11(9), 980-992. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01209.x>
- Lastovetsky, O. A., Caruso, T., Brennan, F. P., Wall, D., Pylni, S., & Doyle, E. (2024). Spores of arbuscular mycorrhizal fungi host surprisingly diverse communities of endobacteria. *New Phytologist*, 242(4), 1785-1797. <https://doi.org/10.1111/nph.19605>

- Latty, T., & Beekman, M. (2015). Slime moulds use heuristics based on within-patch experience to decide when to leave. *Journal of Experimental Biology*, 218(8), 1175-1179. <https://doi.org/10.1242/jeb.116533>
- Lidgard, S., & Nyhart, L. K. (Eds.) (2017). *Biological Individuality: Integrating Scientific, Philosophical, and Historical Perspectives*. University of Chicago Press.
- Linksvayer, T. A., Fondrk, M. K., & Page Jr, R. E. (2009). Honeybee social regulatory networks are shaped by colony-level selection. *The American Naturalist*, 173(3), E99-E107. <https://doi.org/10.1086/596527>
- Lloyd, E. A. (2005). *The case of the female orgasm: Bias in the science of evolution*. Harvard University Press.
- Lloyd, E. A. (2015). Adaptationism and the logic of research questions: how to think clearly about evolutionary causes. *Biological Theory*, 10(4), 343-362. <https://doi.org/10.1007/s13752-015-0214-2>
- Lloyd, E. A. (2021). *Adaptation. Elements in the Philosophy of Biology*. Cambridge University Press.
- Lloyd, E. A. (2024). Units and Levels of Selection. En E. N. Zalta, & U. Nodelman.(Eds.), *The Stanford Encyclopedia of Philosophy (Summer 2024 Edition)*. <https://plato.stanford.edu/archives/sum2024/entries/selection-units>
- Lloyd, E. A., & Wade, M. J. (2019). Criteria for holobionts from community genetics. *Biological Theory*, 14, 151-170. <https://doi.org/10.1007/s13752-019-00322-w>
- Mallet, J. (2010). Shift happens! Shifting balance and the evolution of diversity in warning colour and mimicry. *Ecological Entomology*, 35, 90-104. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2009.01137.x>
- Manyara, D., Sánchez-García, M., Thorén, M. H., Montoliu-Nerin, M., Cheng, G., Bever, J. D., ... & Rosling, A. (2023). Purifying Selection and Persistent Polymorphism among Nuclei in the Multinucleate Arbuscular Mycorrhizal (AM) Fungi. *BioRxiv*. <https://doi.org/10.1101/2023.04.18.537338>
- Marder, M., & Geremia Parise, A. (2024). Extending cognition: a vegetal rejoinder to extensionless thought and to extended cognition. *Plant Signaling & Behavior*, 19(1), 2345984. <https://doi.org/10.1080/15592324.2024.2345984>
- Marín, C. (2015). Selección Multinivel: historia, modelos, debates, y principalmente, evidencias empíricas. *eVOLUCIÓN: Revista de la Sociedad Española de Biología Evolutiva*, 10(2), 51-70.
- Marín, C. (2016). The levels of selection debate: Taking into account existing empirical evidence. *Acta Biológica Colombiana*, 21(3), 467-472. <http://dx.doi.org/10.15446/abc.v21n3.54596>

- Marín, C. (2018). Conceptos fundamentales en ecología de hongos del suelo: una propuesta pedagógica y de divulgación. *Boletín Micológico*, 33(1), 32-56. <http://dx.doi.org/10.22370/bolmicol.2018.33.1.1168>
- Marín, C. (2021). Spatial and density-dependent multilevel selection on weed-infested maize. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 68(3), 885-897. <https://doi.org/10.1007/s10722-020-01031-1>
- Marín, C. (2024). Three types of units of selection. *Evolution*, 78(3), 579-586. <https://doi.org/10.1093/evolut/qpad234>
- Marín, C., Torres, D., Furci, G., Godoy, R., Palfner, G. (2018). Estado del arte de la conservación del reino Fungi en Chile. *Biodiversidata*, 7, 98-115.
- May, T. W., & Hawksworth, D. L. (2024). Proposals for consideration at IMC12 to modify provisions related solely to fungi in Chapter F of the International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants. *IMA Fungus*, 15(1), 25. <https://doi.org/10.1186/s43008-024-00152-x>
- Mayne, R., Roberts, N., Phillips, N., Weerasekera, R., & Adamatzky, A. (2023). Propagation of electrical signals by fungi. *Biosystems*, 229, 104933. <https://doi.org/10.1016/j.biosystems.2023.104933>
- Meng, Y., Davison, J., Clarke, J. T., Zobel, M., Gerz, M., Moora, M., ... & Bueno, C. G. (2023). Environmental modulation of plant mycorrhizal traits in the global flora. *Ecology Letters*, 26(11), 1862-1876. <https://doi.org/10.1111/ele.14309>
- Molter, D. (2017). On mushroom individuality. *Philosophy of Science*, 84(5), 1117-1127. <https://doi.org/10.1086/694011>
- Molter, D. J. (2019a). *Biological Individuality in Fungi*. Doctoral Thesis, University of Utah, United States.
- Molter, D. J. (2019b). On mycorrhizal individuality. *Biology & Philosophy*, 34(5), 52. <https://doi.org/10.1007/s10539-019-9706-y>
- Mosse, B. (1959). The regular germination of resting spores and some observations on the growth requirements of an *Endogone* sp. causing vesicular–arbuscular mycorrhiza. *Transactions of the British Mycological Society*, 42, 273-286.
- Nakagaki, T., Kobayashi, R., Nishiura, Y., & Ueda, T. (2004). Obtaining multiple separate food sources: behavioural intelligence in the *Physarum plasmodium*. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271(1554), 2305-2310. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2856>
- Nakagaki, T., Yamada, H., & Tóth, Á. (2000). Maze-solving by an amoeboid organism. *Nature*, 407(6803), 470-470. <https://doi.org/10.1038/35035159>

- Nicholson, D. J., & Gawne, R. (2015). Neither logical empiricism nor vitalism, but organicism: what the philosophy of biology was. *History and Philosophy of the Life Sciences*, 37, 345-381. <https://doi.org/10.1007/s40656-015-0085-7>
- O'Malley, M. (2014). *Philosophy of Microbiology*. Cambridge University Press.
- Odling-Smee, J. (2024). *Niche Construction: How Life Contributes to Its Own Evolution*. MIT Press.
- Okasha, S. (2006). *Evolution and the levels of selection*. Oxford: Oxford University Press.
- Okasha, S. (2017). Biology and the theory of rationality. In: D. L. Smith (Ed.), *How Biology Shapes Philosophy* (pp. 161-183). Cambridge University Press.
- Okasha, S. (2024). The concept of agent in biology: motivations and meanings. *Biological Theory*, 19(1), 6-10. <https://doi.org/10.1007/s13752-023-00439-z>
- Olsson, S., & Hansson, B. S. (1995). Action potential-like activity found in fungal mycelia is sensitive to stimulation. *Naturwissenschaften*, 82, 30-31. <https://doi.org/10.1007/BF01167867>
- Orzack, S. H., & Forber, P. (2017). Adaptationism. En E. N. Zalta (Ed.), *The Stanford Encyclopedia of Philosophy (Spring 2017 Edition)*. <https://plato.stanford.edu/archives/spr2017/entries/adaptationism/>
- Papkou, A., Garcia-Pastor, L., Escudero, J. A., & Wagner, A. (2023). A rugged yet easily navigable fitness landscape. *Science*, 382(6673), eadh3860. <https://doi.org/10.1126/science.adh3860>
- Parise, A. G., & Marder, M. (2024). Extended plant cognition: a critical consideration of the concept. *Theoretical and Experimental Plant Physiology*, 36(3), 439-455. <https://doi.org/10.1007/s40626-023-00281-5>
- Parise, A. G., De Toledo, G. R. A., de Carvalho Oliveira, T. F., Souza, G. M., Castiello, U., Gagliano, M., & Marder, M. (2022). Do plants pay attention? A possible phenomenological-empirical approach. *Progress in Biophysics and Molecular Biology*, 173, 11-23. <https://doi.org/10.1016/j.pbiomolbio.2022.05.008>
- Parise, A. G., Gagliano, M., & Souza, G. M. (2020). Extended cognition in plants: is it possible? *Plant Signaling & Behavior*, 15(2), 1710661. <https://doi.org/10.1080/15592324.2019.1710661>
- Pradeu, T. (2011). *The limits of the self: immunology and biological identity*. Oxford University Press.
- Pradeu, T. (2016). The many faces of biological individuality. *Biology & Philosophy*, 31, 761-773. <https://doi.org/10.1007/s10539-016-9553-z>

- Pradeu, T. (2017). Thirty years of Biology & Philosophy: philosophy of which biology?. *Biology & Philosophy*, 32(2), 149-167. <https://doi.org/10.1007/s10539-016-9558-7>
- Radzvilavicius, A. L., & Blackstone, N. W. (2018). The evolution of individuality revisited. *Biological Reviews*, 93(3), 1620-1633. <https://doi.org/10.1111/brv.12412>
- Reid, C. R., Latty, T., Dussutour, A., & Beekman, M. (2012). Slime mold uses an externalized spatial “memory” to navigate in complex environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(43), 17490-17494. <https://doi.org/10.1073/pnas.1215037109>
- Rodriguez, R., & Redman, R. (2008). More than 400 million years of evolution and some plants still can't make it on their own: plant stress tolerance via fungal symbiosis. *Journal of Experimental Botany*, 59(5), 1109-1114. <https://doi.org/10.1093/jxb/erm342>
- Rosendahl, S. (2008). Communities, populations and individuals of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 178(2), 253-266. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02378.x>
- Rossenbroich, B., Kümmell, S., & Bembé, B. (2024). Agency as an Inherent Property of Living Organisms. *Biological Theory*, 19, 224-236. <https://doi.org/10.1007/s13752-024-00471-7>
- Ruse, M. (1989) *What the Philosophy of Biology is*. Kluwer Academic Publishers.
- Russell, S., & Norvig, P. (1995). A modern, agent-oriented approach to introductory artificial intelligence. *Acm Sigart Bulletin*, 6(2), 24-26. <https://doi.org/10.1145/201977.201989>
- Sanders, W. B. (2024). The disadvantages of current proposals to redefine lichens. *New Phytologist*, 241(3), 969-971. <https://doi.org/10.1111/nph.19321>
- Santelices, B. (1999). How many kinds of individual are there?. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(4), 152-155. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(98\)01519-5](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01519-5)
- Sims, M. (2024). *Slime Mould and Philosophy. Elements in the Philosophy of Biology*. Cambridge University Press.
- Six, D. L. (2020). Niche construction theory can link bark beetle-fungus symbiosis type and colonization behavior to large scale causal chain-effects. *Current Opinion in Insect Science*, 39, 27-34. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2019.12.005>
- Streit, R. P., & Bellwood, D. R. (2023). To harness traits for ecology, let's abandon ‘functionality’. *Trends in Ecology & Evolution*, 38(5), 402-411. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2022.11.009>
- 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(2), 77-96. <https://doi.org/10.1007/s13199-018-0556-1>

- Suárez, J. (2020). The stability of traits conception of the hologenome: An evolutionary account of holobiont individuality. *History and Philosophy of the Life Sciences*, 42(1), 11. <https://doi.org/10.1007/s40656-020-00305-2>
- Suárez, J. (2021). El holobionte/hologenoma como nivel de selección. *Theoria: An International Journal for Theory, History and Foundations of Science*, 36(1), 81-112.
- Suárez, J. (2023). Una ontología parte-dependiente de la individualidad biológica para los consorcios de múltiples especies. *ArtefaCToS. Revista de Estudios sobre la Ciencia y la Tecnología*, 12(1), 55-78.
- Suárez, J., & Lloyd, E. A. (2023). *Units of selection. Elements in the Philosophy of Biology*. Cambridge University Press.
- Suárez, J., & Stencel, A. (2020). A part-dependent account of biological individuality: Why holobionts are individuals and ecosystems simultaneously. *Biological Reviews*, 95(5), 1308-1324. <https://doi.org/10.1111/brv.12610>
- Suárez, J., & Triviño, V. (2020). What is a hologenomic adaptation? Emergent individuality and inter-identity in multispecies systems. *Frontiers in Psychology*, 11, 187. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2020.00187>
- Takacs, P., & Ruse, M. (2013). The current status of the philosophy of biology. *Science & Education*, 22, 5-48. <https://doi.org/10.1007/s11191-011-9356-1>
- Tedersoo, L., Mikryukov, V., Zizka, A., Bahram, M., Hagh-Doust, N., Anslan, S., ... & Abarenkov, K. (2022). Global patterns in endemicity and vulnerability of soil fungi. *Global Change Biology*, 28(22), 6696-6710. <https://doi.org/10.1111/gcb.16398>
- Tero, A., Takagi, S., Saigusa, T., Ito, K., Bebber, D. P., Fricker, M. D., ... & Nakagaki, T. (2010). Rules for biologically inspired adaptive network design. *Science*, 327(5964), 439-442. <https://doi.org/10.1126/science.1177894>
- Todd, N. K., & Rayner, A. D. M. (1980). Fungal individualism. *Science Progress*, 66(263), 331-354.
- Van der Putten, W. H., Bardgett, R. D., Bever, J. D., Bezemer, T. M., Casper, B. B., Fukami, T., ... & Wardle, D. A. (2013). Plant–soil feedbacks: the past, the present and future challenges. *Journal of Ecology*, 101(2), 265-276. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.12054>
- VanKuren, N. W., den Bakker, H. C., Morton, J. B., & Pawlowska, T. E. (2013). Ribosomal RNA gene diversity, effective population size, and evolutionary longevity in asexual Glomeromycota. *Evolution*, 67(1), 207-224. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2012.01747.x>
- Wade, M. J., & Goodnight, C. J. (1991). Wright's shifting balance theory: an experimental study. *Science*, 253(5023), 1015-1018.

- Wang, L., Zhang, L., George, T. S., & Feng, G. (2023). A core microbiome in the hyphosphere of arbuscular mycorrhizal fungi has functional significance in organic phosphorus mineralization. *New Phytologist*, 238(2), 859-873. <https://doi.org/10.1111/nph.18642>
- Weismann, A. (1904). *The Evolution Theory*. Edward Arnold.
- Wilson, D. S., & Sober, E. (1994). Reintroducing group selection to the human behavioral sciences. *Behavioral and Brain Sciences*, 17(4), 585-608. <https://doi.org/10.1017/S0140525X00036104>
- Wilson, D. S., & Wilson, E. O. (2007). Rethinking the theoretical foundation of sociobiology. *The Quarterly Review of Biology*, 82(4), 327-348. <https://doi.org/10.1086/522809>
- Wong-Bajracharya, J., Singan, V. R., Monti, R., Plett, K. L., Ng, V., Grigoriev, I. V., ... & Plett, J. M. (2022). The ectomycorrhizal fungus *Pisolithus microcarpus* encodes a microRNA involved in cross-kingdom gene silencing during symbiosis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 119(3), e2103527119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2103527119>
- Xia, C., Canela-Xandri, O., Rawlik, K., & Tenesa, A. (2021). Evidence of horizontal indirect genetic effects in humans. *Nature Human Behaviour*, 5(3), 399-406. <https://doi.org/10.1038/s41562-020-00991-9>
- Zanne, A. E., Abarenkov, K., Afkhami, M. E., Aguilar-Trigueros, C. A., Bates, S., Bhatnagar, J. M., ... & Treseder, K. K. (2020). Fungal functional ecology: bringing a trait-based approach to plant-associated fungi. *Biological Reviews*, 95(2), 409-433. <https://doi.org/10.1111/brv.12570>
- Zhang, C., van der Heijden, M. G., Dodds, B. K., Nguyen, T. B., Spooren, J., Valzano-Held, A., Cosme, M., & Berendsen, R. L. (2024). A tripartite bacterial-fungal-plant symbiosis in the mycorrhiza-shaped microbiome drives plant growth and mycorrhization. *Microbiome*, 12(1), 13. <https://doi.org/10.1186/s40168-023-01726-4>