

Filosofía Fungi

Fungi philosophy

César Marín^{1, 2*}, Javier Suárez³

¹Centro de Investigación e Innovación para el Cambio Climático (CiiCC), Universidad Santo Tomás, Av. Ramón Picarte 1130, Valdivia, 5090000, Chile.

²Amsterdam Institute for Life and Environment, Section Ecology & Evolution, Vrije Universiteit Amsterdam, de Boelelaan 1085, Amsterdam, 1081 HV, the Netherlands.

³BIOETHICS Research Group - Department of Philosophy, University of Oviedo, Oviedo, Spain.

*Autor de correspondencia: cmarind@santotomas.cl

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 plétora 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.

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.

45 Fungi have characteristics of plants (such as their sessile nature) and of animals (like
46 their heterotrophic nature), but they have a plethora of particular attributes that
47 require their own philosophy, a Fungi philosophy. This review addresses how to
48 understand individuality and the units of natural selection in fungi, the different
49 concepts of adaptation (and adaptationist biases) present in their study, and how to
50 understand fungi as agents that build their niche. These topics are addressed in an
51 introductory manner, presenting the definitions of these different concepts, and how
52 they can be applied in mycology. An invitation is made to delve deeper into each topic
53 and, above all, to encourage a dialogue between mycologists and philosophers of
54 biology.

55
56 **Keywords:** Adaptation, agency, individuality, niche construction, units of selection.

57 58 59 **1. Introducción**

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

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

89 Más allá de características estructurales y fisiológicas únicas, hay atributos
90 ecológicos que hacen a los hongos un sistema de estudio particularmente complejo e
91 interesante para la filosofía de la biología. Para empezar, su enorme biodiversidad, ya
92 que se estima que podrían existir hasta 6,28 millones de especies de hongos en el
93 planeta (Baldrian *et al.*, 2022), aunque solamente han sido descritas un poco más de
94 155 mil (Antonelli *et al.*, 2023). En general, ha resultado difícil aplicar los conceptos
95 tradicionales de especie (ej. basados en reproducción sexual) a organismos diferentes
96 a animales y plantas, lo que explicaría -en parte- esta enorme diversidad fúngica no
97 clasificada (*'dark taxa'*), particularmente en el suelo (Anthony *et al.*, 2023). Esto ha
98 generado álgidos debates taxonómicos -entre otros, por la validez o no de usar ADN
99 ambiental como tipo taxonómico- aun no resueltos (May & Hawksworth, 2024). Los
100 hongos que habitan el suelo son particularmente complejos de investigar, pues 1
101 gramo de suelo puede tener varias miles de especies de hongos (Tedersoo *et al.*, 2022)
102 y contener hasta 200 metros de hifas (FAO *et al.*, 2020). Es poco probable que varios de
103 los conceptos ecológicos y evolutivos aplicados y desarrollados en sistemas animales
104 capturen de forma precisa toda esta complejidad. Esto se evidencia en que por
105 ejemplo y según el reporte "*State of the World's Plants and Fungi*" (Antonelli *et al.*,
106 2023), de 80.500 especies de vertebrados que existirían en el planeta, se han descrito
107 74.420 (92%); de 450 mil especies que existirían de plantas, se han descrito 400 mil
108 (89%); y de 2,5 millones de especies que habrían de hongos, se han descrito solo 155
109 mil (6%).

110 Por otro lado, los hongos juegan importantes roles funcionales en los ecosistemas
111 en que se integran. Entre los grandes roles funcionales de los hongos
112 (descomposición, parasitismo, y simbiosis,) es la simbiosis la que aporta aristas de
113 mayor interés para algunos conceptos y debates de la filosofía de la biología. Aunque
114 existen varios otros tipos de simbiosis fúngicas, los líquenes y las micorrizas han sido
115 los sistemas mejor estudiados, y que más pueden informar ciertos conceptos. Por
116 ejemplo, una planta asociada a un hongo micorrízico (que a su vez se asocia a
117 bacterias en sus hifas; Johnson & Marín, 2023), hace cuestionarse exactamente qué es
118 un individuo y a qué nivel de la jerarquía biológica opera la selección natural. ¿Cómo
119 definir la individualidad en estas relaciones estrechas, donde de hecho algunos
120 Phylum (Glomeromycota) no son de vida libre? ¿Opera la selección natural de modo
121 independiente en cada hongo (y bacteria) y en la planta, u opera solo en el conjunto
122 (el holobionte), o lo hace tanto en el conjunto como en cada organismo individual
123 simultáneamente? Debates similares han surgido recientemente respecto a los
124 líquenes, y algunos autores consideran un líquen como un ecosistema (Hawksworth
125 & Grube, 2024), mientras que otros se oponen a dicha visión (Sanders, 2024).

126 Así mismo, históricamente, la micología presenta un fuerte sesgo adaptacionista
127 (Gould & Lewontin, 1979), según el cual todo carácter medido en los hongos se asume
128 como una adaptación acumulada para optimizar a sus portadores (como los picos de
129 los pinzones de Darwin o el ojo humano), pero no existe ningún motivo válido para
130 este supuesto. Este sesgo adaptacionista es particularmente fuerte en la ecología de
131 caracteres (Christie *et al.*, 2022; Streit & Bellwood, 2023), que se ha potenciado en la
132 micología y en la ecología vegetal en los últimos años. Por último, quizás de modo

133 mucho más intenso que cualquier otro tipo de organismo, como organismos con
134 agencia, los hongos (particularmente los simbiotes) influyen fuertemente el
135 ambiente en el que habitan, construyen su nicho, lo que tampoco ha sido muy
136 considerado por gran parte de la comunidad micológica. Esto lleva a que se hayan
137 ignorado preguntas tales como la cuestión acerca del modo en que se diversificaron
138 los diferentes linajes de hongos, sus roles ecosistémicos, o sus modelos de
139 distribución de especies, entre otros. Así, los hongos constituyen un sistema ideal
140 para plantearse y entender ciertas áreas activas de investigación de la filosofía de la
141 biología.

142 La filosofía de la biología es una rama de la filosofía de la ciencia nacida en los años
143 60 del siglo XX gracias a los trabajos de David Hull y Michael Ruse (Ruse, 1989;
144 Diéguez, 2012; Takacs & Ruse, 2013; ver Nicholson & Gawne, 2015 para una versión
145 alternativa de esta historia). Algunos de estos primeros trabajos, en particular los
146 trabajos de Hull, indagaban los fundamentos últimos de la biología misma y
147 contribuían a debates conceptuales internos a la propia materia. Por ejemplo, Hull
148 publicó varios trabajos sobre taxonomía, algunos en revistas importantes de biología,
149 participando activamente en el debate entre cladistas y fenetistas (por ejemplo, Hull,
150 1979); asimismo, contribuyó activamente en el debate sobre las unidades de selección
151 surgido tras la publicación de *El gen egoísta* (Dawkins, 1976), introduciendo la célebre
152 distinción entre interactores y replicadores (Hull, 1980). Desde sus orígenes, la
153 filosofía de la biología se ha ocupado de clarificar diferentes cuestiones inherentes a
154 la biología: qué es una especie, qué es una adaptación, cómo conceptualizar y
155 operacionalizar el concepto de *fitness*, cómo definir la vida, qué es la reproducción o
156 cómo ocurre realmente la evolución, entre otras. La disciplina alcanzó mayor
157 notoriedad e independencia en los años 80 del siglo XX, gracias a la aparición de
158 *Biology & Philosophy*, y en los años 90 del siglo XX, con la aparición de *Ludus vitalis y*
159 *Studies in the History and Philosophy of the Biological and Biomedical Sciences*. La
160 creación de estas revistas ayudó a institucionalizar el campo.

161 Un problema de la filosofía de la biología que se ha llevado a cabo desde el
162 surgimiento de la disciplina hasta nuestros días es su enorme sesgo hacia problemas
163 derivados de la evolución, principalmente desde un enfoque centrado en lo que
164 ocurre en genética de poblaciones o en el reino animal (Pradeu, 2017). Esto ha llevado
165 a que se descuidaran problemas importantes, tales como los derivados de la
166 micología (Molter, 2017), la microbiología (O'Malley, 2014), la ecología (Justus, 2021), o
167 la inmunología (Pradeu, 2011), entre otros. En los últimos años, estos campos han
168 cobrado más importancia que antes, destacándose en particular el papel que ha
169 jugado el estudio de la simbiosis (Suárez, 2018). Concretamente, la simbiosis se ha
170 usado como “cabeza de turco” para repensar problemas que se creían “resueltos”.
171 Estos incluyen el problema de la individualidad biológica (Booth, 2014a; Pradeu,
172 2016; Suárez, 2020), problemas en torno a la aplicación excesiva del programa
173 adaptacionista (Lloyd & Wade, 2019), o problemas en torno al nivel en que sucede la
174 selección natural o en que ocurre la adaptación (Suárez & Triviño, 2020).

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

178

179 **2. Individualidad fúngica y unidades de selección natural**

180 La mayoría de biólogos definen un organismo individual como “un genoma en un
181 organismo” (Folse & Roughgarden, 2010). Esta definición, basada en criterios
182 genéticos es problemática para muchos tipos de organismos: plantas clonales y
183 organismos modulares en general, insectos eusociales (como colonias de abejas y
184 hormigas), y, en general, para holobiontes vegetales y animales, pues muchas
185 funciones fundamentales para la supervivencia de los mismos, como la adquisición
186 de ciertos nutrientes (Rodríguez & Redman, 2008) o la sanguivoría de los murciélagos
187 (Suárez, 2020), se realizan exclusivamente por el microbioma que habita estos
188 animales o plantas (y no por los animales o plantas en sí). A lo largo de la historia, se
189 han propuesto diferentes definiciones de individuo biológico (Weismann, 1904;
190 Huxley, 1932; Hull, 1978, 1980; Santelices, 1999; Clarke, 2010; Lidgard & Nyhart, 2017).
191 En su trabajo sobre el tema, Clarke (2010) distingue hasta 13 propiedades o criterios
192 para definir un individuo biológico: reproductivo, de ciclo de vida, genético, de sexo,
193 de cuello de botella del ciclo de vida, separación entre líneas germinales y somáticas,
194 mecanismos de vigilancia (*policing mechanisms*), límites espaciales,
195 histocompatibilidad, maximización del *fitness*, cooperación y conflicto, co-dispersión,
196 y criterios basados en las adaptaciones. Independientemente del criterio utilizado lo
197 cierto es que la individualidad biológica se puede abordar desde distintas disciplinas
198 como la evolución, la ecología, la biología del desarrollo, la fisiología, las ciencias
199 cognitivas, y la inmunología (Pradeu, 2016). Pese al panorama presentado -que
200 pareciera ser complejo- algunos consensos se han logrado respecto a la pregunta de la
201 individualidad biológica (Pradeu, 2016): su definición depende del contexto científico
202 (i.e., disciplina) en el cual se pregunte; esta pregunta debiese tener un carácter anti-
203 antropomórfico, pues utilizar al ser humano como modelo de individualidad sesga
204 inadecuadamente la respuesta; la individualidad biológica es intrínsecamente
205 jerárquica y anidada, ya que puede realizarse en varios niveles diferentes de la vida
206 (por ejemplo, al nivel de la célula y del organismo); la individualidad biológica viene
207 en grados, donde algunos entes biológicos tienen un mayor grado de individualidad
208 que otros; y, finalmente, evolutivamente han existido transiciones hacia la
209 individualidad, donde nuevos niveles de individualidad han emergido como
210 resultado de la unión de entes que previamente eran distintos entre sí (Radzvilavicius
211 & Blackstone, 2018).

212 Por su parte, pocas publicaciones han abordado conceptualmente la
213 individualidad en hongos (Todd & Rayner, 1980; Rosendahl, 2008; Booth, 2014b;
214 Molter, 2017, 2019a, b). Por ejemplo, Todd & Rayner (1980) argumentan que los
215 individuos fúngicos -definidos bajo un criterio de límite espacial- sí existen y pueden
216 ser identificados en poblaciones naturales siempre que los métodos correctos de
217 muestreo y análisis sean empleados. Así, se sugiere que algunos mecanismos
218 específicos como la incompatibilidad de heterocariontes, el antagonismo

219 intraespecífico, y sistemas que prevén la fusión de hifas, operan para 'definir' el
220 individuo fúngico en una población (Todd & Rayner, 1980). En algunos taxones de
221 hongos, como Glomeromycota, que forman hongos micorrízicos arbusculares (HMA)
222 con aproximadamente el 86% de las plantas vasculares terrestres (Meng *et al.*, 2023),
223 definir qué es un individuo, un clon, o un *genet* (conjunto de unidades separadas
224 (*ramets*) que se derivan de una sola semilla o espora a través de crecimiento
225 vegetativo, fragmentación, o reproducción asexual), ha resultado en general
226 complicado (Rosendahl, 2008). Así, Rosendahl (2008) señala que el micelio que crece
227 de una espora (sexual o asexual) constituye un individuo en términos físicos o
228 fisiológicos, pero a continuación señala que los *genets*, en los hongos con
229 reproducción asexual (como Glomeromycota), pueden estar constituidos de varias
230 unidades funcionales independientes (*ramets*) que tienen el mismo origen. Si dicho
231 origen no se conoce, se utiliza el término “clon” para varios hongos que tengan el
232 mismo genotipo – aunque clones con el mismo origen acumulan mutaciones durante
233 la meiosis. Adicionalmente, en Glomeromycota se ha registrado anastomosis entre
234 micelio y raíces o entre hifas de esporas germinando (Mosse, 1959), incluso entre
235 diferentes especies de HMA (Giovannetti *et al.*, 2001, 2004). A través de estas
236 conexiones se ha registrado el movimiento de núcleos de HMA (Giovannetti *et al.*,
237 2003). Algunos autores argumentan que solo el micelio y los núcleos se ajustan a
238 ciertas nociones de individualidad, como la del individuo Darwiniano de Godfrey-
239 Smith (2009), específicamente en hongos heterocariontes (Booth, 2014b). El problema
240 de estas definiciones centradas en heterocariontes, al menos para los HMA, es que
241 dentro de una sola espora y/o hifa, se han reportado diferentes proporciones de
242 núcelos homocariontes y heterocariontes (Kokkoris *et al.*, 2021). Finalmente, pocas
243 explicaciones ecológicas o evolutivas se han dado al fenómeno de formación de
244 esporocarpos, conglomerados de esporas de HMA altamente unidos, formando una
245 estructura similar a una trufa (Jobim, 2020). Todas estas particularidades hacen que
246 definir un individuo de HMA, ya sea a mediante un criterio de límite espacial o
247 mediante un criterio genético, sea bastante difícil.

248 Algunos estudios sobre ejemplos emblemáticos de hongos de gran tamaño parecen
249 haber utilizado una combinación de criterios genéticos y de límite espacial para
250 determinar su tamaño. Así, para el hongo saprófito *Armillaria ostoyae* (Romagn.) en
251 Oregon, Estados Unidos, se determinó que su *genet* más grande tenía una extensión
252 de 965 hectáreas y una edad estimada entre 1900 a 8650 años (Ferguson *et al.*, 2003),
253 con una distancia máxima de 3810 metros entre cuerpos fructíferos del mismo *genet*.
254 También utilizando un criterio genético y de límite espacial, en los hongos
255 simbioses, como el hongo ectomicorrízico *Amanita phalloides* (Vaill. ex Fr.), la
256 distancia máxima registrada ha sido de 10 metros (Golan *et al.*, 2024), en una
257 población de California, Estados Unidos.

258 Recientemente, en algunas propuestas menos ortodoxas de la individualidad (es
259 decir, que no aplican necesariamente un criterio genético), particularmente para
260 plantas huésped y sus hongos micorrízicos, se ha sugerido que los hongos
261 micorrízicos son una extensión de las raíces, pues existe una fuerte integración
262 metabólica -particularmente en HMA- que vuelve no tan clara la individualidad,

263 incluso desde un criterio de límite espacial (Bunn *et al.*, 2024). Esta integración
264 funcional, puede interpretarse a su vez en términos del alineamiento de los intereses
265 reproductivos (*fitness*) entre los componentes, incluso cuando algunos de estos
266 componentes sean de especies diferentes (simbiontes). Cuando esto ocurre, se pueden
267 generar dos situaciones: o bien un secuestro reproductivo del simbiote y una
268 transferencia del *fitness* de los componentes al nivel jerárquico superior; o bien una
269 situación intermedia en que solo algunos caracteres de los simbiontes estarían
270 alineados con el nivel superior. Esta última situación generaría la evolución del
271 conjunto mediante el mecanismo de “estabilidad de rasgos” (Suárez, 2020, 2021) el
272 cual podría incluso llevar a la evolución de una organización funcional adaptativa a
273 nivel superior (“adaptación hologenómica”; Suárez & Triviño, 2020), si las
274 circunstancias ecológicas son las correctas. En esta línea, algunos autores (Johnson &
275 Marín, 2023) proponen que el microbioma presente en las hifas de los HMA (la
276 hifósfera), que es el que de hecho mineraliza nutrientes fundamentales en esta
277 simbiosis, como el fósforo (Wang *et al.*, 2023; Zhang *et al.*, 2024), sean a su vez
278 considerados como extensiones o parte de las hifas, pues como Zhang *et al.* (2024, p. 1)
279 concluyen: los HMA “no funcionan de forma aislada [a las bacterias de la hifósfera] y
280 el simbiote planta-micorriza puede reclutar bacterias beneficiosas que apoyan la
281 simbiosis”.

282 Algunas definiciones de individualidad, incluida esta última (en la cual, existiría
283 una integración metabólica entre plantas huésped, HMA, e hifósfera), hacen
284 necesario cuestionarse en qué niveles de la jerarquía biológica opera la selección
285 natural. Tradicionalmente, la ecología y evolución de hongos se han estudiado con un
286 sesgo génico del proceso de selección natural. Esta visión puede resultar limitada
287 para capturar la complejidad de fenómenos que ocurren en los hongos y en sus
288 interacciones o relaciones simbióticas con otros organismos. La teoría de selección
289 multinivel puede resultar especialmente útil para entender esta complejidad. La
290 selección multinivel ocurre cuando la selección natural opera simultáneamente en al
291 menos dos niveles de la jerarquía biológica (Okasha, 2006; Wilson & Wilson, 2007;
292 Marín, 2024). La selección multinivel ocurre cuando grupos que contienen individuos
293 altruistas tienen mayor *fitness* que grupos que contienen individuos egoístas, pese a que
294 los individuos egoístas tengan mayor *fitness* que los altruistas dentro de sus
295 respectivos grupos (Okasha, 2006; Wilson & Wilson, 2007). A su vez, la selección
296 multinivel ocurre cuando existen caracteres grupales emergentes (detectables por
297 técnicas como análisis contextual y la ecuación de Price; ver Marín, 2016, 2021;
298 Suárez & Lloyd, 2023; Lloyd, 2024), y no meramente agregativos (en este último caso,
299 la selección “grupala” sería un mero espejismo de la selección a nivel inferior). Los
300 caracteres grupales emergentes (como la media poblacional, o caracteres solo
301 medibles a nivel poblacional, como la densidad) tienen efectos significativos en el
302 éxito reproductivo de un individuo focal. Dichos efectos de los caracteres grupales o
303 emergentes o contextuales se han demostrado cientos de veces, por ejemplo en
304 estudios que investigan el fenómeno de la epistasia (cuando la expresión de un gen se
305 modifica debido a la expresión/interacción con otros genes), o los efectos genéticos
306 indirectos (Linksvayer *et al.*, 2009; Buttery *et al.*, 2010; Bijma, 2014; Xia *et al.*, 2021;

307 Baud *et al.*, 2022). Recientemente, Burch *et al.* (2024) analizaron 1600 conjuntos de
308 datos genómicos mediante un método específico de la genética cuantitativa (*line*
309 *cross-analysis*), encontrando que la epistasia explica gran parte de la divergencia de
310 los caracteres, particularmente caracteres de historia de vida en plantas y animales.

311 Hay tres argumentos en favor de la teoría de selección multinivel. En primer lugar,
312 aunque a veces ignorada, existe amplia evidencia empírica de esta teoría tanto en
313 laboratorio como en poblaciones naturales -revisiones sistemáticas se pueden
314 encontrar en Wilson & Sober (1994), Goodnight & Stevens (1997), Eldakar & Wilson
315 (2011), Goodnight (2015), Marín (2015, 2016, 2024), y en Hertler *et al.*, (2020). Segundo,
316 el hecho de que entes biológicos tan complejos como un organismo o un gen, debieron
317 haber evolucionado a partir de entes menos complejos. Tercero, la naturaleza
318 polisémica del término “unidad de selección natural”, que tiene al menos tres
319 significados diferentes (Suárez & Lloyd, 2023). Algunas unidades de selección natural
320 presentan variación fenotípica y éxito reproductivo diferencial, porque interactúan
321 directamente con el ambiente mediante sus caracteres (“Interactores”). Dicha
322 interacción con el ambiente causa la replicación/reproducción/reconstitución
323 diferencial del segundo tipo de unidades, los
324 “Replicadores/Reproductores/Reconstitutores” (Suárez & Lloyd, 2023). Finalmente,
325 un tercer tipo de unidad, los “Manifestadores de adaptaciones/agentes tipo 1”,
326 manifiestan una acumulación y optimización de adaptaciones a lo largo del tiempo
327 (por ejemplo, los picos de los pinzones de Darwin). No es lógico asumir que una sola
328 entidad en la jerarquía biológica (como el gen o el organismo individual) presenta
329 estos tres roles funcionales distintos. En su lugar, estas tres unidades funcionales
330 diferentes deben examinarse *caso por caso* (Marín, 2024).

331 Pese a estos argumentos y a la amplia evidencia empírica, la teoría de selección
332 multinivel apenas está empezando a ser aplicada en la micología, particularmente en
333 hongos micorrízicos (Molter, 2019b; Johnson & Gibson, 2021; Johnson & Marín, 2023,
334 2024; Manyara *et al.*, 2023). La teoría de selección multinivel y el entender las
335 unidades de selección desde una perspectiva polisémica, pueden ser sólidos marcos
336 conceptuales para explicar algunos fenómenos en HMA: selección a nivel de núcleo
337 (Jany & Pawłowska, 2010; Manyara *et al.*, 2023), los roles de mineralización del
338 microbioma de la hifósfera (Faghini *et al.*, 2023; Wang *et al.*, 2023), los roles y la
339 transmisión vertical de endobacterias viviendo dentro de las esporas (Bianciotto *et al.*
340 , 2004; Lastovetsky *et al.*, 2024), la formación de esporocarpos (Jobim, 2020), selección
341 a nivel de poblaciones de esporas (VanKuren *et al.*, 2013), y el ensamblaje de
342 holobiontes de plantas, asociadas a HMA (Johnson & Marín, 2023, 2024). Esperamos
343 que en los próximos años aumente el interés por comprender los hongos desde una
344 perspectiva de selección multinivel y no meramente genética, así como por acuñar un
345 concepto de individualidad biológica que tenga a los hongos, y no solamente a los
346 animales o plantas, como foco de partida.

347

348 **3. Adaptaciones y adaptacionismo en hongos**

349 Así como en ecología y evolución de hongos existe un fuerte sesgo génico de la
350 evolución, también existe un fuerte sesgo adaptacionista. Este sesgo se puede

351 interpretar de dos formas. Primero, que la selección natural es la única fuerza
352 evolutiva *realmente* importante que explica la evolución de los caracteres (Orzack &
353 Forber, 2010). Sin embargo, es ingenuo pensar que la selección natural sea la única
354 fuerza evolutiva actuando en las poblaciones y cambiando los fenotipos a lo largo del
355 tiempo. Como es bien sabido, existen múltiples factores evolutivos que cambian los
356 fenotipos: las mutaciones genéticas, la recombinación, y la deriva genética (que
357 afectan el patrón de herencia); la construcción de nicho, la plasticidad fenotípica, y
358 otros procesos del desarrollo (que afectan la expresión de los caracteres, y por ende el
359 proceso evolutivo); y finalmente, la inercia filética, *trade-offs* evolutivos, y
360 constricciones del desarrollo (que afectan la composición de las poblaciones
361 biológicas) (Suárez & Lloyd, 2023).

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

384 Históricamente, estos sesgos adaptacionistas vienen precisamente de la “Escuela
385 Adaptacionista” de pensamiento evolutivo, que tiene sus orígenes en las
386 publicaciones de Sir Ronald Fisher (Goodnight & Stevens, 1997; Suárez & Lloyd, 2023;
387 Marín, 2024). En dicho marco conceptual, se observan patrones, como la apariencia
388 de optimización a un nivel, y se tratan de inferir procesos, como la historia evolutiva
389 que haya podido llevar a tal optimización, la cual se toma como “sorprendente”. En
390 contraste, la “Escuela de Cambio Evolutivo”, originada por Sewall Wright (Goodnight
391 & Stevens, 1997; Suárez & Lloyd, 2023; Marín, 2024), estudia en tiempo real el proceso
392 de selección natural (es decir, no se infiere nada), siendo su objetivo central entender
393 cómo distintos factores evolutivos (incluyendo la selección natural, entre otros),
394 cambian la composición de las poblaciones a través del tiempo. La Escuela

395 Adaptacionista tiene unos supuestos poco realistas: las poblaciones son enormes (casi
396 infinitas), no tienen estructura, y las interacciones son completamente al azar; la
397 epistasis es inexistente o poco importante; y existe un único pico adaptativo (es decir,
398 una única combinación de genes o caracteres que maximiza el éxito reproductivo)
399 (Marín, 2024). Estos supuestos no están presentes en la Escuela de Cambio Evolutivo,
400 donde las poblaciones son pequeñas y medianas, son estructuradas, las interacciones
401 no son al azar, la epistasis es importante (como fue demostrado por Burch *et al.*, 2024),
402 y existen múltiples picos adaptativos (probados de forma empírica por Wade &
403 Goodnight, 1991; Blum, 2002; Mallet, 2010; Chouteau & Angers, 2012; y Papkou *et al.*, 2
404 023, entre otros).

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

421 Para finalizar, es notable que en micología las explicaciones no-adaptativas a
422 fenómenos orgánicos son relativamente escasas. Por ejemplo, Kuhar *et al.*, (2022)
423 parecen utilizar argumentos que van en la línea de restricción del desarrollo para
424 explicar las limitadas posibilidades que muestran las configuraciones himeniales en
425 Agaricomycetes. De forma similar, recientemente, Bunn *et al.*, (2024) han
426 argumentado que la transferencia de carbón desde las plantas a los hongos
427 micorrízicos está dada por la estequiometría de nutrientes y la dinámica fuente-
428 sumidero entre plantas y hongos, y no por un proceso de reciprocidad directa
429 (proceso adaptativo) donde cierto número de unidades de carbono son
430 intercambiados por cierto número de unidades de nitrógeno y/o fósforo. Estas
431 investigaciones son importantes, pues permiten entender la complejidad del mundo
432 biológico en toda su extensión, por lo que creemos que aumentarán sustantivamente
433 en los próximos años.

434

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

436 El concepto de agencia ocupa un lugar central en filosofía de la biología actual
437 (Fábregas-Tejeda *et al.*, 2024). Rosslenbroich *et al.*, (2024, p. 3) definen la agencia como
438 “la actividad autónoma global del organismo para mantener las funciones vitales,

439 para establecer y defender su autonomía procesal relativa, y para operar dentro del
440 entorno”. Estos autores concluyen que la agencia es un principio general de estar
441 vivo, ya que incluso los procesos más básicos como el metabolismo, el procesamiento
442 de información, y la formación de materia orgánica constituyen una actividad
443 intrínseca, que por ende pueden ser descritos como agencia (Rosslenbroich *et al.*,
444 2024). Rosslenbroich *et al.*, (2024) argumentan además, que los conceptos (o
445 propiedades del organismo) “agencia” y “autonomía” están estrechamente
446 relacionados. Así, en la historia evolutiva, un aumento de la autonomía (es decir, un
447 incremento en la versatilidad y flexibilidad del comportamiento) coincide con un
448 incremento en los niveles de agencia. Finalmente, Rosslenbroich *et al.*, (2024) señalan
449 que existen distintos niveles de agencia. En esto último coincide Okasha (2024), quien
450 clasifica a los agentes biológicos en cuatro: agente mínimo, agente inteligente, agente
451 racional, y agente intencional. De acuerdo a Okasha (2024, p. 8), “El concepto mínimo
452 de agencia es simplemente el de *hacer algo*”, lo que es equivalente al
453 ‘comportamiento’. Existe una diferencia intuitiva entre algo que un ente hace en
454 contraste con algo que le sucede. Es decir, existe una diferencia entre causas internas
455 y causas externas. Muchos entes biológicos pueden considerarse agentes mínimos:
456 las células, los órganos, las mitocondrias, las bacterias, ya que todos hacen algo
457 (metabolismo, alimentarse, etc.). Otros agentes, como las especies cuando se
458 extinguen, no pueden considerarse agentes mínimos, pues extinguirse es algo que les
459 sucede, pero no que *hacen*. La definición de agente inteligente, por otro lado deriva
460 del estudio de la inteligencia artificial (Russell & Norvig, 1995), definiéndose como
461 cualquier ente que percibe su entorno y cambia su comportamiento como respuesta.
462 Ejemplos de agentes inteligentes incluyen termostatos, software, y robots, pero
463 también prácticamente todo tipo de organismos, desde microorganismos hasta
464 animales, y también entes biológicos por debajo del nivel orgánico, como las
465 células, los organelos, y el sistema inmune (Okasha, 2024), ya que todos estos entes
466 exhiben respuestas adaptativas a estímulos ambientales.

467 Una tercera definición de agente -el agente racional- proviene de las ciencias
468 económicas. Así, un agente racional es definido como “aquél cuyas elecciones
469 maximizan su utilidad” (Okasha 2024, p. 9). Cualquier organismo que pueda elegir
470 entre distintas alternativas o tomar decisiones es potencialmente un agente racional
471 (Okasha, 2024). Un agente racional elige entre acciones alternativas, eligiendo la
472 alternativa que maximizará su utilidad, es decir, el agente racional evalúa las posibles
473 consecuencias de cada acción y elige la acción que *probablemente* le traiga mejores
474 resultados, de acuerdo a sus *creencias probabilísticas* (Okasha, 2017). Muchos tipos de
475 organismos con un sistema nervioso constituyen agentes racionales: las abejas eligen
476 qué flores visitar, las mariposas eligen dónde depositar sus huevos, las aves eligen con
477 quién aparearse. Finalmente, desde la filosofía de la mente y de la acción se propone
478 el concepto de agente intencional, donde un agente no solo se *comporta* (como el
479 agente mínimo), sino que *actúa*, lo que quiere decir que el comportamiento es
480 debidamente causado por los estados psicológicos del agente, como sus creencias,
481 deseos, e intenciones (Okasha, 2024). Este concepto de agencia está estrechamente
482 relacionado a la capacidad de razonar, como se entiende clásicamente (Haidt, 2012).

483 Algunos autores afirman que solo los seres humanos constituyen agentes
484 intencionales, mientras que otros argumentan que no tenemos la suficiente
485 información del funcionamiento cerebral de vertebrados como primates, cetáceos,
486 aves, entre otros, para descartarlos como agentes intencionales (Carruthers, 2006;
487 Andrews & Monsó, 2021).

488 Entonces, de acuerdo a la clasificación de Okasha (2024), vale preguntarse, ¿qué
489 tipo de agentes son los hongos? Denominar a los hongos como agente mínimos (que
490 hacen algo) e inteligentes (que perciben su entorno y cambian su comportamiento
491 como respuesta), no debiese generar polémica, así como tampoco, descartarlos como
492 agentes intencionales. Es claro que los hongos perciben su entorno de múltiples
493 formas y cambian su comportamiento como respuesta a diversos estímulos y señales
494 ambientales. Ahora bien, diversos estudios enfocados en el comportamiento de
495 exploración del micelio (Olsson & Hansson, 1995; Boddy, 2010; Aleklett *et al.*, 2021),
496 ciertamente hacen cuestionarse si los hongos *pudiesen* ser un agente racional. Por
497 ejemplo, tras una serie de experimentos controlados, Fukasawa *et al.*, (2020)
498 encontraron clara evidencia de que el hongo saprófito *Phanerochaete velutina* (DC.)
499 P.Karst. tiene memoria espacial y la capacidad de resolver problemas espaciales,
500 además de poder reparar su micelio cuando fue dañado en el experimento, ya que el
501 hongo creció hacia sí mismo y en una dirección donde los recursos fueron más
502 abundantes. En el Mixomiceto modelo *Physarum polycephalum* Schwein. se ha
503 investigado ampliamente cómo su plasmodio optimiza la estructura de su red para
504 evitar áreas poco favorables (Nakagaki *et al.*, 2004; Tero *et al.*, 2010), para resolver
505 laberintos (Nakagaki *et al.*, 2000), y para determinar heurísticamente cuándo
506 abandonar antiguas fuentes de alimento (Latty & Beekman, 2015). En este
507 Mixomiceto también existe evidencia de memoria espacial, que les permite evitar
508 áreas previamente exploradas (Reid *et al.*, 2012). Así, Latty & Beekman (2015)
509 consideran que estos Mixomicetos poseen inteligencia y habilidades cognitivas. Otro
510 tipo de hongos, como los HMA parecen tener estrategias similares en cuanto a la toma
511 de 'decisiones' por parte del micelio. En un estudio en el que se utilizaron chips
512 microfluídicos que simulan estructuras artificiales de suelo, Hammer *et al.*, (2024)
513 encontraron que las hifas de HMA exploraron largas distancias cuando los chips no
514 tenían nutrientes, preferían pasajes rectos en lugar de tortuosos, hicieron
515 anastomosis, y se ramificaron de gran forma al encontrar obstáculos. Finalmente, en
516 algunos grupos de hongos se han registrado procesos que podrían considerarse como
517 mecanismos de comunicación, tales como su actividad eléctrica (Adamatzky, 2022;
518 Mayne *et al.*, 2023) o la transferencia de microRNAs entre plantas huésped y hongos
519 ectomicorrízicos para regular esta simbiosis (Wong-Bajracharya *et al.*, 2022). ¿Son
520 estas observaciones experimentales de la toma de 'decisiones' por parte de los hongos
521 (ej. resolver laberintos o preferir pasajes rectos) o de comunicación suficientes para
522 considerar a los hongos como agentes racionales? Creemos que esta es una pregunta
523 abierta y que debería explorarse con más profundidad.

524 Un concepto estrechamente relacionado con el de agente racional es el de
525 cognición (ya mencionado antes para los Mixomicetos; Latty & Beekman, 2015).
526 Basándose en la Hipótesis de la Cognición Extendida (Clark & Chalmers, 1998) según

527 la cual, la cognición ocurre también más allá de los límites del cuerpo, abarcando el
528 entorno, Parise *et al.*, (2020) argumentan que este tipo de cognición se presenta en
529 plantas y en parte podría explicar la complejidad de su comportamiento.
530 Particularmente, se sugiere que las habilidades cognitivas de las plantas se extienden
531 a través de la zona de influencia de las raíces (la rizósfera), particularmente los
532 hongos micorrízicos (Parise *et al.*, 2020). Este concepto de Cognición Extendida en
533 Plantas ha sido desarrollado en posteriores artículos (Parise *et al.*, 2022; Parise &
534 Marder, 2023; Marder & Parise, 2024), que incluyen argumentos teóricos y empíricos
535 de este marco conceptual. Los hongos micorrízicos, y muy probablemente los hongos
536 endófitos (Hoysted *et al.*, 2023), constituyen una parte central de la Cognición
537 Extendida en Plantas, pero es necesario preguntarse si la relación simétrica también
538 se da. Es decir, si los hongos micorrízicos son parte de la Cognición Extendida en
539 plantas, ¿puede considerarse a estas últimas como parte de la Cognición Extendida en
540 hongos? Una posible respuesta a esta pregunta puede consistir en adoptar una
541 postura parte-dependiente (Suárez & Stencel, 2020; Suárez, 2023), según la cual que se
542 dé una relación en una dirección no implica que la relación recíproca también deba
543 darse (es decir, que los hongos sean parte de la Cognición Extendida de las plantas no
544 se sigue que las últimas sean parte de la Cognición Extendida de los primeros). Ahora
545 bien, un punto que enfatiza la teoría parte-dependiente es la necesidad de estudiar a
546 cada parte por separado como mejor método de reconocer lo que realmente ocurre a
547 nivel biológico.

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

554 Finalmente, otro concepto estrechamente relacionado con el de agencia es el de
555 construcción de nicho (Odling-Smee 2024), que constituye un factor evolutivo (Lloyd,
556 2015; Suárez & Lloyd, 2023), ya que afecta la expresión de los caracteres en las
557 poblaciones. La construcción de nicho es una consecuencia evolutiva de la agencia de
558 los organismos, pues requiere, mínimamente, que estos sean capaces de interactuar
559 con el ambiente de un modo que les permita “esquivar” los obstáculos que este
560 plantea sin tener para ello que modificar sus rasgos por selección natural. Baedke *et*
561 *al.*, (2021) han identificado hasta cinco definiciones de construcción de nicho:
562 externa, constitutiva, relacional (Aaby & Ramsey, 2019), física, y experiencial (Chiu,
563 2019). No es nuestra intención aquí argumentar sobre cuál definición es más válida,
564 cómo difieren entre sí, o cómo afecta la construcción de nichos exactamente a la
565 “lucha por la existencia” que está en la base de la evolución. Precisamente, lo que
566 refleja el artículo de Baedke *et al.*, (2021) es que se necesita más trabajo conceptual,
567 filosófico, y empírico para aclarar los términos que sustentan el concepto de
568 ‘construcción de nicho’. Sin embargo, aun utilizando la definición más sencilla de este
569 concepto: la modificación de factores físicos en su entorno por parte de los
570 organismos (Chiu, 2019), es claro que los hongos -quizás como ningún otro

571 organismo- participan en gran medida en la construcción de su nicho (Six, 2020;
572 Chakraborty *et al.*, 2022; García-Montero *et al.*, 2024). Aunque no se le diga de esa
573 forma, la construcción de nicho es parte central de conceptos ampliamente utilizados
574 y probados empíricamente en ecología vegetal, como los *plant-soil feedbacks* (en
575 español: retroalimentación planta-suelo) (Bever *et al.*, 1997; Kulmatiski *et al.*, 2008;
576 van der Putten *et al.*, 2013), donde los hongos micorrízicos juegan un rol
577 preponderante. De forma simple, un proceso de retroalimentación planta-suelo ha
578 sido definido como aquel donde las plantas cambian la biología, la química, y la
579 estructura física del suelo, cambios que a su vez afectan el éxito reproductivo de las
580 plantas (van der Putten *et al.*, 2013).

581

582 **5. Conclusiones**

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

602

603 **Agradecimientos**

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

614

615 **Referencias bibliográficas**

- 616 Aaby, B. H., & Ramsey, G. (2022). Three kinds of niche construction. *The British*
617 *Journal for the Philosophy of Science*, 73(2), 351-372.
618 <https://doi.org/10.1093/bjps/axz054>
- 619 Adamatzky, A (2022). Language of fungi derived from their electrical spiking
620 activity. *Royal Society Open Science*, 9(4), 211926. <https://doi.org/10.1098/rsos.211926>
- 621 Aguilar-Trigueros, C. A., Boddy, L., Rillig, M. C., & Fricker, M. D. (2022). Network traits
622 predict ecological strategies in fungi. *ISME Communications*, 2(1), 2.
623 <https://doi.org/10.1038/s43705-021-00085-1>
- 624 Aguilar-Trigueros, C. A., Hempel, S., Powell, J. R., Anderson, I. C., Antonovics, J.,
625 Bergmann, J., ... & Rillig, M. C. (2015). Branching out: towards a trait-based
626 understanding of fungal ecology. *Fungal Biology Reviews*, 29(1), 34-41.
627 <https://doi.org/10.1016/j.fbr.2015.03.001>
- 628 Aguilar-Trigueros, C. A., Powell, J. R., Anderson, I. C., Antonovics, J., & Rillig, M. C.
629 (2014). Ecological understanding of root-infecting fungi using trait-based
630 approaches. *Trends in Plant Science*, 19(7), 432-438.
631 <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2014.02.006>
- 632 Aleklett, K., Ohlsson, P., Bengtsson, M., & Hammer, E. C. (2021). Fungal foraging
633 behaviour and hyphal space exploration in micro-structured Soil Chips. *The ISME*
634 *Journal*, 15(6), 1782-1793. <https://doi.org/10.1038/s41396-020-00886-7>
- 635 Andrews, K., & Monsó, S. (2021). Animal cognition. In: E. N. Zalta (Ed.), *The Stanford*
636 *Encyclopedia of Philosophy (Spring 2021 edition)*.
637 <https://plato.stanford.edu/entries/cognition-animal/>
- 638 Anthony, M. A., Bender, S. F., & van der Heijden, M. G. (2023). Enumerating soil
639 biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 120(33), e2304663120.
640 <https://doi.org/10.1073/pnas.2304663120>
- 641 Antonelli, A., Fry, C., Smith, R. J., Eden, J., Govaerts, R. H. A., Kersey, P., ... & Zuntini, A.
642 R. (2023). *State of the World's Plants and Fungi 2023*. Royal Botanic Gardens, Kew.
643 <https://doi.org/10.34885/wnnwn-6s63>
- 644 Baedke, J., Fábregas-Tejeda, A., & Prieto, G. I. (2021). Unknotting reciprocal causation
645 between organism and environment. *Biology & Philosophy*, 36(5), 48.
646 <https://doi.org/10.1007/s10539-021-09815-0>
- 647 Baldrian, P., Větrovský, T., Lepinay, C., & Kohout, P. (2022). High-throughput
648 sequencing view on the magnitude of global fungal diversity. *Fungal Diversity*,
649 114(1), 539-547. <https://doi.org/10.1007/s13225-021-00472-y>
- 650 Baud, A., McPeck, S., Chen, N., & Hughes, K. A. (2022). Indirect genetic effects: A
651 cross-disciplinary perspective on empirical studies. *Journal of Heredity*, 113(1), 1-15.
652 <https://doi.org/10.1093/jhered/esab059>
- 653 Bever, J. D., Westover, K. M., & Antonovics, J. (1997). Incorporating the soil
654 community into plant population dynamics: the utility of the feedback approach.
655 *Journal of Ecology*, 85(5), 561-573. <https://doi.org/10.2307/2960528>
- 656 Bianciotto, V., Genre, A., Jargeat, P., Lumini, E., Bécard, G., & Bonfante, P. (2004).
657 Vertical transmission of endobacteria in the arbuscular mycorrhizal fungus
658 *Gigaspora margarita* through generation of vegetative spores. *Applied and*

659 *Environmental Microbiology*, 70(6), 3600-3608. <https://doi.org/10.1128/AEM.70.6.3600->
660 [3608.2004](https://doi.org/10.1128/AEM.70.6.3600-3608.2004)

661 Bijma, P. (2014). The quantitative genetics of indirect genetic effects: A selective
662 review of modelling issues. *Heredity*, 112(1), 61-69.
663 <https://doi.org/10.1038/hdy.2013.15>

664 Blum, M. J. (2002). Rapid movement of a *Heliconius* hybrid zone: evidence for phase
665 III of Wright's shifting balance theory?. *Evolution*, 56(10), 1992-1998.
666 <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2002.tb00125.x>

667 Boddy, L., Hynes, J., Bebb, D. P., & Fricker, M. D. (2009). Saprotrophic cord systems:
668 dispersal mechanisms in space and time. *Mycoscience*, 50(1), 9-19.
669 <https://doi.org/10.1007/S10267-008-0450-4>

670 Booth, A. (2014a). Symbiosis, selection, and individuality. *Biology & Philosophy*, 29,
671 657-673. <https://doi.org/10.1007/s10539-014-9449-8>

672 Booth, A. (2014b). Populations and individuals in heterokaryotic fungi: a multilevel
673 perspective. *Philosophy of Science*, 81(4), 612-632. <https://doi.org/10.1086/677953>

674 Bunn, R. A., Corrêa, A., Joshi, J., Kaiser, C., Lekberg, Y., Prescott, C. E., ... & Karst, J.
675 (2024). What determines transfer of carbon from plants to mycorrhizal fungi?. *New*
676 *Phytologist*. <https://doi.org/10.1111/nph.20145>

677 Burch, J., Chin, M., Fontenot, B. E., Mandal, S., McKnight, T. D., Demuth, J. P., &
678 Blackmon, H. (2024). Wright was right: leveraging old data and new methods to
679 illustrate the critical role of epistasis in genetics and evolution. *Evolution*, 78(4), 624-
680 634. <https://doi.org/10.1093/evolut/qpae003>

681 Burrey, N. J., Thompson, C. R. L., & Wolf, J. B. (2010). Complex genotype interactions
682 influence social fitness during the developmental phase of the social amoeba
683 *Dictyostelium discoideum*. *Journal of Evolutionary Biology*, 23(8), 1664-1671.
684 <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2010.02032.x>

685 Carruthers, P. (2006). *The architecture of the mind*. Oxford University Press.

686 Chakraborty, A., Mori, B., Rehmann, G., Hernández Garcia, A., Lemmen-Lechelt, J.,
687 Hagman, A., ... & Becher, P. G. (2022). Yeast and fruit fly mutual niche construction
688 and antagonism against mould. *Functional Ecology*, 36(7), 1639-1654.
689 <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14054>

690 Chaudhary, V. B., Holland, E. P., Charman-Anderson, S., Guzman, A., Bell-Dereske, L.,
691 Cheeke, T. E., ... & Helgason, T. (2022). What are mycorrhizal traits?. *Trends in*
692 *Ecology & Evolution*, 37(7), 573-581. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2022.04.003>

693 Chiu, L. (2019). Decoupling, commingling, and the evolutionary significance of
694 experiential niche construction. In: T. Uller, & K. N. Laland. (Eds.), *Evolutionary*
695 *causation: biological and philosophical reflections* (pp. 299-322). MIT Press.
696 <https://doi.org/10.7551/mitpress/11693.003.0015>

697 Chouteau, M., & Angers, B. (2012). Wright's shifting balance theory and the
698 diversification of aposematic signals. *PloS One*, 7(3), e34028.
699 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0034028>

700 Christie, J. R., Brusse, C., Bourrat, P., Takacs, P., & Griffiths, P. E. (2022). Are biological
701 traits explained by their 'selected effect' functions?. *Australasian Philosophical*
702 *Review*, 6(4), 335-359. <https://doi.org/10.1080/24740500.2024.2370630>

703 Clark, A., Chalmers, D. (1988). The extended mind. *Analysis*, 58(1), 7-19.
704 <https://doi.org/10.1093/analys/58.1.7>

705 Clarke, E. (2010). The problem of biological individuality. *Biological Theory*, 5(4),
706 312-325. https://doi.org/10.1162/BIOT_a_00068

707 Culumber, Z. W., Anaya-Rojas, J. M., Booker, W. W., Hooks, A. P., Lange, E. C., Plier,
708 B., ... & Travis, J. (2019). Widespread biases in ecological and evolutionary studies.
709 *BioScience*, 69(8), 631-640. <https://doi.org/10.1093/biosci/biz063>

710 Dawkins, R. (1976). *The selfish gene*. Oxford University Press.

711 Diéguez, A. (2012). *La vida bajo escrutinio*. Biblioteca Buridán.

712 Eldakar, O. T., & Wilson, D. S. (2011). Eight criticisms not to make about group
713 selection. *Evolution*, 65(6), 1523–1526. [https://doi.org/10.1111/j.1558-
714 5646.2011.01290.x](https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2011.01290.x)

715 Fábregas-Tejeda, A., Baedke, J., Prieto, G. I., & Radick, G. (Eds.) (2024). *The Riddle of*
716 *Organismal Agency: New Historical and Philosophical Reflections*. Routledge.

717 Faghihinia, M., Jansa, J., Halverson, L. J., & Staddon, P. L. (2023). Hyphosphere
718 microbiome of arbuscular mycorrhizal fungi: a realm of unknowns. *Biology and*
719 *Fertility of Soils*, 59(1), 17-34. <https://doi.org/10.1007/s00374-022-01683-4>

720 FAO, ITPS, GSBI, SCBD, EC. (2020). *State of knowledge of soil biodiversity – Status,*
721 *challenges and potentialities, Report 2020*. FAO. <https://doi.org/10.4060/cb1928en>

722 Ferguson, B. A., Dreisbach, T. A., Parks, C. G., Filip, G. M., & Schmitt, C. L. (2003).
723 Coarse-scale population structure of pathogenic *Armillaria* species in a mixed-
724 conifer forest in the Blue Mountains of northeast Oregon. *Canadian Journal of Forest*
725 *Research*, 33(4), 612-623. <https://doi.org/10.1139/x03-065>

726 Folse III, H. J., & Roughgarden, J. (2010). What is an individual organism? A
727 multilevel selection perspective. *The Quarterly Review of Biology*, 85(4), 447-472.
728 <https://doi.org/10.1086/656905>

729 Fukasawa, Y., Savoury, M., & Boddy, L. (2020). Ecological memory and relocation
730 decisions in fungal mycelial networks: responses to quantity and location of new
731 resources. *The ISME Journal*, 14(2), 380-388. [https://doi.org/10.1038/s41396-019-0536-
732 3](https://doi.org/10.1038/s41396-019-0536-3)

733 García-Montero, L. G., Monleón, V. J., Valverde-Asenjo, I., Menta, C., & Kuyper, T. W.
734 (2024). Niche construction by two ectomycorrhizal truffle species (*Tuber aestivum*
735 and *T. melanosporum*). *Soil Biology and Biochemistry*, 189, 109276.
736 <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2023.109276>

737 Giovannetti, M., Fortuna, P., Citerinesi, A. S., Morini, S., & Nuti, M. P. (2001). The
738 occurrence of anastomosis formation and nuclear exchange in intact arbuscular
739 mycorrhizal networks. *New Phytologist*, 151(3), 717-724.
740 <https://doi.org/10.1046/j.0028-646x.2001.00216.x>

741 Giovannetti, M., Sbrana, C., Avio, L., & Strani, P. (2004). Patterns of below-ground
742 plant interconnections established by means of arbuscular mycorrhizal networks.
743 *New Phytologist*, 164(1), 175-181. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01145.x>

744 Giovannetti, M., Sbrana, C., Strani, P., Agnolucci, M., Rinaudo, V., & Avio, L. (2003).
745 Genetic diversity of isolates of *Glomus mosseae* from different geographic areas
746 detected by vegetative compatibility testing and biochemical and molecular

747 analysis. *Applied and Environmental Microbiology*, 69(1), 616-624.
748 <https://doi.org/10.1128/AEM.69.1.616-624.2003>

749 Godfrey-Smith, P. (2009). *Darwinian populations and natural selection*. Oxford
750 University Press.

751 Golan, J., Wang, Y. W., Adams, C. A., Cross, H., Elmore, H., Gardes, M., ... & Pringle, A.
752 (2024). Death caps (*Amanita phalloides*) frequently establish from sexual spores, but
753 individuals can grow large and live for more than a decade in invaded forests. *New*
754 *Phytologist*, 242(4), 1753-1770. <https://doi.org/10.1111/nph.19483>

755 Goodnight, C. J. (2015). Multilevel selection theory and evidence: A critique of
756 Gardner, 2015. *Journal of Evolutionary Biology*, 28(9), 1734–1746.
757 <https://doi.org/10.1111/jeb.12685>

758 Goodnight, C. J., & Stevens, L. (1997). Experimental studies of group selection: what
759 do they tell us about group selection in nature?. *The American Naturalist*, 150(S1),
760 S59-S79. <https://doi.org/10.1086/286050>

761 Gould S. J., & Lewontin R. C. (1979). The spandrels of San Marco and the Panglossian
762 paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal*
763 *Society B: Biological Sciences*, 205(1161), 581-598.
764 <http://doi.org/10.1098/rspb.1979.0086>

765 Haidt, J. (2012). *The righteous mind: Why good people are divided by politics and*
766 *religion*. New York Pantheon.

767 Hammer, E. C., Arellano-Cacedo, C., Mafla-Endara, P. M., Kiers, E. T., Shimizu, T.,
768 Ohlsson, P., & Aleklett, K. (2024). Hyphal exploration strategies and habitat
769 modification of an arbuscular mycorrhizal fungus in microengineered soil chips.
770 *Fungal Ecology*, 67, 101302. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2023.101302>

771 Hawksworth, D. L., & Grube, M. (2024). Reflections on lichens as ecosystems. *New*
772 *Phytologist*, 241(3), 972-973. <https://doi.org/10.1111/nph.19418>

773 Hertler, S. C., Figueredo, A. J., & Peñaherrera-Aguirre, M. (2020). *Multilevel selection:*
774 *Theoretical foundations, historical examples, and empirical evidence*. Springer
775 Nature.

776 Hoysted, G. A., Field, K. J., Sinanaj, B., Bell, C. A., Bidartondo, M. I., & Pressel, S.
777 (2023). Direct nitrogen, phosphorus and carbon exchanges between
778 Mucoromycotina ‘fine root endophyte’fungi and a flowering plant in novel
779 monoxenic cultures. *New Phytologist*, 238(1), 70-79.
780 <https://doi.org/10.1242/jeb.116533>

781 Hull, D. L. (1978). A matter of individuality. *Philosophy of Science*, 45(3), 335-360.
782 <https://doi.org/10.1086/288811>

783 Hull, D. L. (1980). Individuality and selection. *Annual Review of Ecology and*
784 *Systematics*, 11, 311-332.

785 Hull, David L. (1979). The Limits of Cladism. *Systematic Zoology* 28(4), 416-440.
786 <https://doi.org/10.2307/sysbio/28.4.416>

787 Huxley, J. S. (1932). *The individual in the animal kingdom*. MIT Press.

788 Jany, J. L., & Pawlowska, T. E. (2010). Multinucleate spores contribute to evolutionary
789 longevity of asexual Glomeromycota. *The American Naturalist*, 175(4), 424-435.
790 <https://doi.org/10.1086/650725>

791 Jobim, K. (2020). *Espécies esporocárpicas de fungos micorrízicos arbusculares*
792 *(Glomeromycota): taxonomia, sistemática e evolução*. Doctoral Thesis, Universidade
793 Federal do Rio Grande do Norte, Brazil.

794 Johnson, N. C., & Gibson, K. S. (2021). Understanding multilevel selection may
795 facilitate management of arbuscular mycorrhizae in sustainable agroecosystems.
796 *Frontiers in Plant Science*, 11, 627345. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.627345>

797 Johnson, N. C., & Marín, C. (2023). Microbial villages in the geography of arbuscular
798 mycorrhizal symbioses. *New Phytologist*, 238(2). <https://doi.org/10.1111/nph.18803>

799 Johnson, N.C., & Marín, C. (2024). Functional team selection: a framework for local
800 adaptation in plants and their belowground microbiomes. *EcoEvoRxiv*.
801 <https://doi.org/10.32942/X27G91>

802 Justus, J. (2021). *The philosophy of ecology: An introduction*. Cambridge University
803 Press.

804 Kettlewell, H. B. D. (1955). Selection experiments on industrial melanism in the
805 Lepidoptera. *Heredity*, 9(3), 323-342.

806 Kokkoris, V., Chagnon, P. L., Yildirim, G., Clarke, K., Goh, D., MacLean, A. M., ... &
807 Corradi, N. (2021). Host identity influences nuclear dynamics in arbuscular
808 mycorrhizal fungi. *Current Biology*, 31(7), 1531-1538.
809 <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.01.035>

810 Kuhar, F., Terzzoli, L., Nouhra, E., Robledo, G., & Mercker, M. (2022). Pattern
811 formation features might explain homoplasy: fertile surfaces in higher fungi as an
812 example. *Theory in Biosciences*, 141(1), 1-11. [https://doi.org/10.1007/s12064-022-](https://doi.org/10.1007/s12064-022-00363-z)
813 [00363-z](https://doi.org/10.1007/s12064-022-00363-z)

814 Kulmatiski, A., Beard, K. H., Stevens, J. R., & Cobbold, S. M. (2008). Plant–soil
815 feedbacks: a meta-analytical review. *Ecology Letters*, 11(9), 980-992.
816 <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01209.x>

817 Lastovetsky, O. A., Caruso, T., Brennan, F. P., Wall, D., Pylni, S., & Doyle, E. (2024).
818 Spores of arbuscular mycorrhizal fungi host surprisingly diverse communities of
819 endobacteria. *New Phytologist*, 242(4), 1785-1797. <https://doi.org/10.1111/nph.19605>

820 Latty, T., & Beekman, M. (2015). Slime moulds use heuristics based on within-patch
821 experience to decide when to leave. *Journal of Experimental Biology*, 218(8), 1175-
822 1179. <https://doi.org/10.1242/jeb.116533>

823 Lidgard, S., & Nyhart, L. K. (Eds.) (2017). *Biological Individuality: Integrating*
824 *Scientific, Philosophical, and Historical Perspectives*. University of Chicago Press.

825 Linksvayer, T. A., Fondrk, M. K., & Page Jr, R. E. (2009). Honeybee social regulatory
826 networks are shaped by colony-level selection. *The American Naturalist*, 173(3), E99–
827 E107. <https://doi.org/10.1086/596527>

828 Lloyd, E. A. (2005). *The case of the female orgasm: Bias in the science of evolution*.
829 Harvard University Press.

830 Lloyd, E. A. (2015). Adaptationism and the logic of research questions: how to think
831 clearly about evolutionary causes. *Biological Theory*, 10(4), 343-362.
832 <https://doi.org/10.1007/s13752-015-0214-2>

833 Lloyd, E. A. (2021). *Adaptation. Elements in the Philosophy of Biology*. Cambridge
834 University Press.

835 Lloyd, E. A. (2024). Units and Levels of Selection. In: E. N. Zalta, & U. Nodelman.
836 (Eds.), *The Stanford Encyclopedia of Philosophy (Summer 2024 Edition)*.
837 <https://plato.stanford.edu/archives/sum2024/entries/selection-units>

838 Lloyd, E. A., & Wade, M. J. (2019). Criteria for holobionts from community genetics.
839 *Biological Theory*, 14, 151-170. <https://doi.org/10.1007/s13752-019-00322-w>

840 Mallet, J. (2010). Shift happens! Shifting balance and the evolution of diversity in
841 warning colour and mimicry. *Ecological Entomology*, 35, 90-104.
842 <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2009.01137.x>

843 Manyara, D., Sánchez-García, M., Thorén, M. H., Montoliu-Nerin, M., Cheng, G.,
844 Bever, J. D., ... & Rosling, A. (2023). Purifying Selection and Persistent Polymorphism
845 among Nuclei in the Multinucleate Arbuscular Mycorrhizal (AM) Fungi. *BioRxiv*.
846 <https://doi.org/10.1101/2023.04.18.537338>

847 Marder, M., & Geremia Parise, A. (2024). Extending cognition: a vegetal rejoinder to
848 extensionless thought and to extended cognition. *Plant Signaling & Behavior*, 19(1),
849 2345984. <https://doi.org/10.1080/15592324.2024.2345984>

850 Marín, C. (2015). Selección Multinivel: historia, modelos, debates, y principalmente,
851 evidencias empíricas. *eVOLUCIÓN: Revista de la Sociedad Española de Biología*
852 *Evolutiva*, 10(2), 51-70.

853 Marín, C. (2016). The levels of selection debate: Taking into account existing
854 empirical evidence. *Acta Biológica Colombiana*, 21(3), 467-472.
855 <http://dx.doi.org/10.15446/abc.v21n3.54596>

856 Marín, C. (2018). Conceptos fundamentales en ecología de hongos del suelo: una
857 propuesta pedagógica y de divulgación. *Boletín Micológico*, 33(1), 32-56.
858 <http://dx.doi.org/10.22370/bolmicol.2018.33.1.1168>

859 Marín, C. (2021). Spatial and density-dependent multilevel selection on weed-
860 infested maize. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 68(3), 885-897.
861 <https://doi.org/10.1007/s10722-020-01031-1>

862 Marín, C. (2024). Three types of units of selection. *Evolution*, 78(3), 579-586.
863 <https://doi.org/10.1093/evolut/qpaa234>

864 Marín, C., Torres, D., Furci, G., Godoy, R., Palfner, G. (2018). Estado del arte de la
865 conservación del reino Fungi en Chile. *Biodiversidata*, 7, 98-115.

866 May, T. W., & Hawksworth, D. L. (2024). Proposals for consideration at IMC12 to
867 modify provisions related solely to fungi in Chapter F of the International Code of
868 Nomenclature for algae, fungi, and plants. *IMA Fungus*, 15(1), 25.
869 <https://doi.org/10.1186/s43008-024-00152-x>

870 Mayne, R., Roberts, N., Phillips, N., Weerasekera, R., & Adamatzky, A. (2023).
871 Propagation of electrical signals by fungi. *Biosystems*, 229, 104933.
872 <https://doi.org/10.1016/j.biosystems.2023.104933>

873 Meng, Y., Davison, J., Clarke, J. T., Zobel, M., Gerz, M., Moora, M., ... & Bueno, C. G.
874 (2023). Environmental modulation of plant mycorrhizal traits in the global flora.
875 *Ecology Letters*, 26(11), 1862-1876. <https://doi.org/10.1111/ele.14309>

876 Molter, D. (2017). On mushroom individuality. *Philosophy of Science*, 84(5), 1117-
877 1127. <https://doi.org/10.1086/694011>

878 Molter, D. J. (2019a). *Biological Individuality in Fungi*. Doctoral Thesis, University of
879 Utah, United States.

880 Molter, D. J. (2019b). On mycorrhizal individuality. *Biology & Philosophy*, 34(5), 52.
881 <https://doi.org/10.1007/s10539-019-9706-y>

882 Mosse, B. (1959). The regular germination of resting spores and some observations
883 on the growth requirements of an *Endogone* sp. causing vesicular–arbuscular
884 mycorrhiza. *Transactions of the British Mycological Society*, 42, 273-286.

885 Nakagaki, T., Kobayashi, R., Nishiura, Y., & Ueda, T. (2004). Obtaining multiple
886 separate food sources: behavioural intelligence in the *Physarum plasmodium*.
887 *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271(1554),
888 2305-2310. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2856>

889 Nakagaki, T., Yamada, H., & Tóth, Á. (2000). Maze-solving by an amoeboid organism.
890 *Nature*, 407(6803), 470-470. <https://doi.org/10.1038/35035159>

891 Nicholson, D. J., & Gawne, R. (2015). Neither logical empiricism nor vitalism, but
892 organicism: what the philosophy of biology was. *History and Philosophy of the Life*
893 *Sciences*, 37, 345-381. <https://doi.org/10.1007/s40656-015-0085-7>

894 O'Malley, M. (2014). *Philosophy of Microbiology*. Cambridge University Press.

895 Odling-Smee, J. (2024). *Niche Construction: How Life Contributes to Its Own*
896 *Evolution*. MIT Press.

897 Okasha, S. (2006). *Evolution and the levels of selection*. Oxford: Oxford University
898 Press.

899 Okasha, S. (2017). Biology and the theory of rationality. In: D. L. Smith (Ed.), *How*
900 *Biology Shapes Philosophy* (pp. 161-183). Cambridge University Press.

901 Okasha, S. (2024). The concept of agent in biology: motivations and meanings.
902 *Biological Theory*, 19(1), 6-10. <https://doi.org/10.1007/s13752-023-00439-z>

903 Olsson, S., & Hansson, B. S. (1995). Action potential-like activity found in fungal
904 mycelia is sensitive to stimulation. *Naturwissenschaften*, 82, 30-31.
905 <https://doi.org/10.1007/BF01167867>

906 Orzack, S. H., & Forber, P. (2017). Adaptationism. In: E. N. Zalta (Ed.), *The Stanford*
907 *Encyclopedia of Philosophy (Spring 2017 Edition)*.
908 <https://plato.stanford.edu/archives/spr2017/entries/adaptationism/>

909 Papkou, A., Garcia-Pastor, L., Escudero, J. A., & Wagner, A. (2023). A rugged yet easily
910 navigable fitness landscape. *Science*, 382(6673), eadh3860.
911 <https://doi.org/10.1126/science.adh3860>

912 Parise, A. G., & Marder, M. (2024). Extended plant cognition: a critical consideration
913 of the concept. *Theoretical and Experimental Plant Physiology*, 36(3), 439-455.
914 <https://doi.org/10.1007/s40626-023-00281-5>

915 Parise, A. G., De Toledo, G. R. A., de Carvalho Oliveira, T. F., Souza, G. M., Castiello, U.,
916 Gagliano, M., & Marder, M. (2022). Do plants pay attention? A possible
917 phenomenological-empirical approach. *Progress in Biophysics and Molecular*
918 *Biology*, 173, 11-23. <https://doi.org/10.1016/j.pbiomolbio.2022.05.008>

919 Parise, A. G., Gagliano, M., & Souza, G. M. (2020). Extended cognition in plants: is it
920 possible?. *Plant Signaling & Behavior*, 15(2), 1710661.
921 <https://doi.org/10.1080/15592324.2019.1710661>

922 Pradeu, T. (2011). *The limits of the self: immunology and biological identity*. Oxford
923 University Press.

924 Pradeu, T. (2016). The many faces of biological individuality. *Biology & Philosophy*,
925 31, 761-773. <https://doi.org/10.1007/s10539-016-9553-z>

926 Pradeu, T. (2017). Thirty years of Biology & Philosophy: philosophy of which
927 biology?. *Biology & Philosophy*, 32(2), 149-167. [https://doi.org/10.1007/s10539-016-](https://doi.org/10.1007/s10539-016-9558-7)
928 [9558-7](https://doi.org/10.1007/s10539-016-9558-7)

929 Radzvilavicius, A. L., & Blackstone, N. W. (2018). The evolution of individuality
930 revisited. *Biological Reviews*, 93(3), 1620-1633. <https://doi.org/10.1111/brv.12412>

931 Reid, C. R., Latty, T., Dussutour, A., & Beekman, M. (2012). Slime mold uses an
932 externalized spatial “memory” to navigate in complex environments. *Proceedings of*
933 *the National Academy of Sciences*, 109(43), 17490-17494.
934 <https://doi.org/10.1073/pnas.1215037109>

935 Rodriguez, R., & Redman, R. (2008). More than 400 million years of evolution and
936 some plants still can't make it on their own: plant stress tolerance via fungal
937 symbiosis. *Journal of Experimental Botany*, 59(5), 1109-1114.
938 <https://doi.org/10.1093/jxb/erm342>

939 Rosendahl, S. (2008). Communities, populations and individuals of arbuscular
940 mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 178(2), 253-266. [https://doi.org/10.1111/j.1469-](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02378.x)
941 [8137.2008.02378.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02378.x)

942 Rosslenbroich, B., Kümmell, S., & Bembé, B. (2024). Agency as an Inherent Property
943 of Living Organisms. *Biological Theory*. <https://doi.org/10.1007/s13752-024-00471-7>

944 Ruse, M. (1989) *What the Philosophy of Biology is*. Kluwer Academic Publishers.

945 Russell, S., & Norvig, P. (1995). A modern, agent-oriented approach to introductory
946 artificial intelligence. *Acm Sigart Bulletin*, 6(2), 24-26.
947 <https://doi.org/10.1145/201977.201989>

948 Sanders, W. B. (2024). The disadvantages of current proposals to redefine lichens.
949 *New Phytologist*, 241(3), 969-971. <https://doi.org/10.1111/nph.19321>

950 Santelices, B. (1999). How many kinds of individual are there?. *Trends in Ecology &*
951 *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)

952 Six, D. L. (2020). Niche construction theory can link bark beetle-fungus symbiosis
953 type and colonization behavior to large scale causal chain-effects. *Current Opinion*
954 *in Insect Science*, 39, 27-34. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2019.12.005>

955 Streit, R. P., & Bellwood, D. R. (2023). To harness traits for ecology, let's abandon
956 ‘functionality’. *Trends in Ecology & Evolution*, 38(5), 402-411.
957 <https://doi.org/10.1016/j.tree.2022.11.009>

958 Suárez, J. (2018). The importance of symbiosis in philosophy of biology: an analysis
959 of the current debate on biological individuality and its historical roots. *Symbiosis*,
960 76(2), 77-96. <https://doi.org/10.1007/s13199-018-0556-1>

961 Suárez, J. (2020). The stability of traits conception of the hologenome: An
962 evolutionary account of holobiont individuality. *History and Philosophy of the Life*
963 *Sciences*, 42(1), 11. <https://doi.org/10.1007/s40656-020-00305-2>

964 Suárez, J. (2021). El holobionte/hologenoma como nivel de seleccion. *Theoria: An*
965 *International Journal for Theory, History and Foundations of Science*, 36(1), 81-112.

966 Suárez, J. (2023). Una ontología parte-dependiente de la individualidad biológica
967 para los consorcios de múltiples especies. *ArtefaCToS. Revista de Estudios sobre la*
968 *Ciencia y la Tecnología*, 12(1), 55-78.

969 Suárez, J., & Lloyd, E. A. (2023). *Units of selection. Elements in the Philosophy of*
970 *Biology*. Cambridge University Press.

971 Suárez, J., & Stencel, A. (2020). A part-dependent account of biological individuality:
972 Why holobionts are individuals and ecosystems simultaneously. *Biological Reviews*,
973 95(5), 1308-1324. <https://doi.org/10.1111/brv.12610>

974 Suárez, J., & Triviño, V. (2020). What is a hologenomic adaptation? Emergent
975 individuality and inter-identity in multispecies systems. *Frontiers in Psychology*, 11,
976 187. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2020.00187>

977 Takacs, P., & Ruse, M. (2013). The current status of the philosophy of biology. *Science*
978 *& Education*, 22, 5-48. <https://doi.org/10.1007/s11191-011-9356-1>

979 Tedersoo, L., Mikryukov, V., Zizka, A., Bahram, M., Hagh-Doust, N., Anslan, S., ... &
980 Abarenkov, K. (2022). Global patterns in endemism and vulnerability of soil fungi.
981 *Global Change Biology*, 28(22), 6696-6710. <https://doi.org/10.1111/gcb.16398>

982 Tero, A., Takagi, S., Saigusa, T., Ito, K., Bebbler, D. P., Fricker, M. D., ... & Nakagaki, T.
983 (2010). Rules for biologically inspired adaptive network design. *Science*, 327(5964),
984 439-442. <https://doi.org/10.1126/science.1177894>

985 Todd, N. K., & Rayner, A. D. M. (1980). Fungal individualism. *Science Progress* 66(263),
986 331-354.

987 Van der Putten, W. H., Bardgett, R. D., Bever, J. D., Bezemer, T. M., Casper, B. B.,
988 Fukami, T., ... & Wardle, D. A. (2013). Plant-soil feedbacks: the past, the present and
989 future challenges. *Journal of Ecology*, 101(2), 265-276. [https://doi.org/10.1111/1365-](https://doi.org/10.1111/1365-2745.12054)
990 [2745.12054](https://doi.org/10.1111/1365-2745.12054)

991 VanKuren, N. W., den Bakker, H. C., Morton, J. B., & Pawlowska, T. E. (2013).
992 Ribosomal RNA gene diversity, effective population size, and evolutionary longevity
993 in asexual Glomeromycota. *Evolution*, 67(1), 207-224. [https://doi.org/10.1111/j.1558-](https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2012.01747.x)
994 [5646.2012.01747.x](https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2012.01747.x)

995 Wade, M. J., & Goodnight, C. J. (1991). Wright's shifting balance theory: an
996 experimental study. *Science*, 253(5023), 1015-1018.

997 Wang, L., Zhang, L., George, T. S., & Feng, G. (2023). A core microbiome in the
998 hyphosphere of arbuscular mycorrhizal fungi has functional significance in organic
999 phosphorus mineralization. *New Phytologist*, 238(2), 859-873.
1000 <https://doi.org/10.1111/nph.18642>

1001 Weismann, A. (1904). *The Evolution Theory*. Edward Arnold.

1002 Wilson, D. S., & Sober, E. (1994). Reintroducing group selection to the human
1003 behavioral sciences. *Behavioral and Brain Sciences*, 17(4), 585-608.
1004 <https://doi.org/10.1017/S0140525X00036104>

1005 Wilson, D. S., & Wilson, E. O. (2007). Rethinking the theoretical foundation of
1006 sociobiology. *The Quarterly Review of Biology*, 82(4), 327-348.
1007 <https://doi.org/10.1086/522809>

1008 Wong-Bajracharya, J., Singan, V. R., Monti, R., Plett, K. L., Ng, V., Grigoriev, I. V., ... &
1009 Plett, J. M. (2022). The ectomycorrhizal fungus *Pisolithus microcarpus* encodes a

- 1010 microRNA involved in cross-kingdom gene silencing during symbiosis. *Proceedings*
1011 *of the National Academy of Sciences*, 119(3), e2103527119.
1012 <https://doi.org/10.1073/pnas.2103527119>
- 1013 Xia, C., Canela-Xandri, O., Rawlik, K., & Tenesa, A. (2021). Evidence of horizontal
1014 indirect genetic effects in humans. *Nature Human Behaviour*, 5(3), 399-406.
1015 <https://doi.org/10.1038/s41562-020-00991-9>
- 1016 Zanne, A. E., Abarenkov, K., Afkhami, M. E., Aguilar-Trigueros, C. A., Bates, S.,
1017 Bhatnagar, J. M., ... & Treseder, K. K. (2020). Fungal functional ecology: bringing a
1018 trait-based approach to plant-associated fungi. *Biological Reviews*, 95(2), 409-433.
1019 <https://doi.org/10.1111/brv.12570>
- 1020 Zhang, C., van der Heijden, M. G., Dodds, B. K., Nguyen, T. B., Spooren, J., Valzano-
1021 Held, A., ... & Berendsen, R. L. (2024). A tripartite bacterial-fungal-plant symbiosis in
1022 the mycorrhiza-shaped microbiome drives plant growth and mycorrhization.
1023 *Microbiome*, 12(1), 13. <https://doi.org/10.1186/s40168-023-01726-4>