

SPECIAL FEATURE: EVER SINCE DARWIN?

## A los 150 años desde “El origen de las especies”: ¿es darwinista la biología contemporánea?

At 150 years since “The origin of species”: Is contemporary biology Darwinian?

GUILLERMO FOLGUERA & FRANCISCO BOZINOVIC

Center for Advanced Studies in Ecology & Biodiversity, Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias Biológicas,  
Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago, CP 6513677, Chile

\*Autor correspondiente: guillefolguera@yahoo.com.ar

### RESUMEN

A los 150 años de la publicación de “El origen de las especies” de Charles Darwin, numerosos homenajes se han realizado en diferentes ciudades del mundo. Sin embargo, es importante preguntarse hacia el seno de la comunidad científica acerca del alcance efectivo del darwinismo dentro de la biología. En este trabajo analizamos este supuesto intentando responder, al menos de una manera aproximativa, la pregunta: ¿es darwinista la biología en la actualidad? A estos fines, consideramos algunos de los principales aportes que suelen asignarse al darwinismo en las ciencias de los sistemas vivos: el análisis y centro en la diversidad, un origen único de los sistemas vivos, la incorporación del azar y el reconocimiento de las causas proximales. En términos generales detectamos importantes líneas de continuidad entre el darwinismo y las diferentes disciplinas que componen a la biología contemporánea. Sin embargo, esta situación dista de ser general y no ocurre para todas las ideas analizadas. En este sentido, en algunas áreas del conocimiento el darwinismo solo se ha filtrado mediante la implementación de recortes significativos (tal como el caso de la reducción de los procesos evolutivos a la selección natural), o bien a través de aspectos que aún no son debidamente incorporados en la investigación científica (tal como en el caso del estudio de la variabilidad). Por lo tanto, la futura incorporación de estos elementos se presenta como un desafío importante para lograr una biología integradora.

**Palabras clave:** causas próximas, darwinismo, diversidad biológica.

### ABSTRACT

After 150 years of the publication of the Origin of Species by Charles Darwin, a number of tributes had honored him worldwide. However, it seems important to ask about the effective application of Darwin's ideas within the biological disciplines. Herein we analyze this problem trying to answer the question: is contemporary biology Darwinian? To this end, we consider some of the main assumed contributions of Darwinism to the sciences of living systems: the analysis and focus on diversity, the single origin of living systems, the incorporation of chance, and the recognition of proximal causes. In general, we detect important lines of continuity between Darwinian ideas and the different disciplines forming contemporary biology. However, the above is not equally applicable to all Darwinian ideas. Indeed, some aspects of Darwinism have been either incorporated only partially (e.g., variability) or interpreted in a biased manner (e.g., reducing the whole evolutionary process to natural selection) in different biological fields. Therefore, the coherent incorporation of such aspects remains as an important challenge in the way towards an integrative biology.

**Key words:** biological diversity, Darwinism, proximal causes.

### INTRODUCCIÓN

En el marco del aniversario que se cumple de la publicación de “El origen de las especies” de Charles Darwin, se han multiplicado los

homenajes en su honor. Ciertamente, la obra del investigador inglés parece haber sido uno de los hitos más importantes en la historia de la ciencia en general y de la biología en particular (Coleman 1983, Bowler 1998,

Lewontin 2002). De hecho, su publicación dio inicio a lo que sería la consolidación de un marco teórico no conocido hasta entonces en la historia de las ciencias de los sistemas vivos (Mayr & Provine 1980, Bowler 1989, Depew & Werber 1996, Gould 2004).

Sin embargo, más allá del homenaje, algunas interrogantes relacionadas con el alcance efectivo del darwinismo dentro de la biología debieran ser abordadas cuidadosamente. Pensamos que en particular al menos dos puntos merecen especial atención en el seno de la comunidad científica. El primero, de gran valor histórico, refiere a que la propia obra de Darwin con frecuencia es evaluada en términos anacrónicos y descontextualizados, siendo que una parte significativa de los aportes que se le asignan al investigador inglés no son novedosos en su época, y que se le desconocen algunas teorías que no tendrán arraigo posterior en la comunidad científica, sin que ambos aspectos minimicen en lo más mínimo la relevancia de sus investigaciones y teorías. Este elemento, aunque claramente significativo, no es el aspecto que deseamos aquí abordar. El segundo punto reconoce que el darwinismo, como corriente de pensamiento, deja algunas lecciones que pudiesen ser consideradas y analizadas con cierto cuidado en relación con la biología contemporánea. Con cierta frecuencia, se da por aceptado que la biología moderna es darwinista, en el sentido de aceptar la mayor parte de sus teorías y premisas entre las diferentes disciplinas que la componen. Sin embargo, en este trabajo analizaremos críticamente este supuesto intentando responder, al menos de una manera aproximada, la pregunta: ¿es darwinista la biología en la actualidad?

Por supuesto que nuestro análisis no buscará saldar (ni puede hacerlo) este debate, sino tan solo abrir algunos aspectos de una problemática de gran complejidad y riqueza conceptual, la cual desde nuestra visión presenta a su vez una enorme importancia científica. A estos fines, consideraremos a continuación algunos de los principales aportes a las ciencias de los sistemas vivos que se le suelen asignar al darwinismo: 1) el análisis y centro en la diversidad, 2) un origen único de los sistemas vivos, 3) la incorporación del azar, y 4) la búsqueda y reconocimiento de las causas proximales.

De modo de poder responder nuestra interrogante, en la siguiente sección realizaremos una breve caracterización de cada uno de los aportes mencionados. Posteriormente, marcaremos en los casos que corresponda la presencia de elementos de continuidad del darwinismo con las disciplinas actuales que componen la biología. Por cierto, cabe aquí una advertencia de rigor. La biología tal cual la conocemos en la actualidad presenta una notable diversidad disciplinaria, con lo cual los alcances mencionados para cada uno de estos ítemes poseen una complejidad que bajo ningún aspecto queremos reducir en el presente trabajo. Finalmente, dado el recorrido realizado, intentaremos presentar ciertas conclusiones generales en relación con los alcances del darwinismo en la actualidad.

#### LAS PRINCIPALES RUPTURAS DEL DARWINISMO

##### *El análisis y centro en la diversidad*

Quizás uno de los principales cambios que se han dado a partir de la consolidación de la teoría de la evolución haya sido la conceptualización de que la diversidad biológica es el aspecto central a ser analizado dentro de la biología. Así, aun cuando la variedad de los sistemas vivos haya sido objeto de fascinación por numerosos investigadores de otras épocas, fue recién a partir de la instauración de las miradas evolucionistas cuando esta diversidad pasó a constituirse como un verdadero objeto de atención y estudio en sí mismo. Sin dudas, una de las propuestas más significativas para ubicar la diversidad en un lugar privilegiado ha sido precisamente la de Charles Darwin, cuya obra marca el hito a partir del cual la variabilidad pasa a constituirse en el elemento central a ser indagado en el fenómeno de lo viviente (Lewontin 2002). Diferentes investigaciones han señalado a la teoría darwiniana de la selección natural como la ruptura más notable respecto de la biología de épocas anteriores, llegando en algunos casos incluso hasta identificar el mecanismo –la selección natural– con la propia evolución biológica (e.g., Coleman 1983). Sin embargo, otros autores han considerado que la principal revolución darwiniana no ha sido la propuesta de dicho

mecanismo sino, precisamente, la “reorientación epistemológica” que significó centrar el foco de atención en la variabilidad (Lewontin 2002). De esta manera se consolida un cambio radical en el objeto de estudio, el cual hasta entonces presentaba como eje central las propiedades modales de los grupos, tal como en el caso de la propuesta lamarckiana. Por ello, con la teoría de Darwin, la variación y la dimensión poblacional de la misma se consolidan como el verdadero objeto del estudio biológico, la condición de posibilidad misma del mundo biológico. Desde entonces, el acento en la variabilidad ocuparía un lugar central no solo en cada una de las subdisciplinas que forman parte de la biología, sino también en tanto eje integrador de las diferentes áreas de la biología.

#### *Un origen único de los seres vivos*

La idea de que todos los seres vivos están relacionados entre sí a través de la historia de sus linajes, ha implicado una alteración de la propia conceptualización de los sistemas vivos. De este modo, al igual que en el caso de la diversidad, este cambio implicó no solo desplazamientos teóricos sino cambios en las características de la indagación científica que aborda a los organismos vivos para su estudio. Esta idea, en el contexto histórico-social darwiniano, produjo perplejidad y actitudes reactivas en pensadores y científicos de la época, dada la alteración del “lugar del hombre en el cosmos” (Bowler 1989). Esto se daba en la medida en que *Homo sapiens*, lejos de sentirse como un ser privilegiado, pasaba a caracterizarse como “una especie más” dentro de la enorme diversidad de los seres vivos que puebla y ha poblado el planeta Tierra.

#### *La incorporación del azar*

La biología tal como la conocemos en la actualidad no tiene más que un par de siglos en Occidente. Nacida del seno del pensamiento de Aristóteles, presenta un interior moldeado por múltiples influencias (Marcos 1996). De los elementos iniciales recogidos de aquel filósofo, se han agregado otros propios del pensamiento medieval y aportes más recientes por parte del Vitalismo, del Mecanicismo y el Iluminismo (Mayr 1982, Sober 1996). De esta multiplicidad

han nacido gran parte de las preguntas que han atravesado a la historia del estudio de los seres vivos. Entre esas tantas preguntas existe una a la cual se le ha prestado comparativamente poca importancia: ¿cuánto hay de azaroso en la historia de los sistemas vivos? Expresado de otro modo: ¿qué papel ha jugado el azar en la conformación y permanencia de los seres vivos a través del tiempo según los investigadores que han generado los cimientos de la biología contemporánea? Por supuesto que las características de esta relación entre biología y azar han variado ostensiblemente según la época que se trate. Sin embargo, a través del tiempo, el azar ha continuado teniendo poco o ningún papel en esta historia de los seres vivos.

Por ello, uno de los mayores quiebres que implicó el darwinismo en relación con la tradición del conocimiento en el estudio de los sistemas vivos, se refiere a la consolidación del azar como fuente de variabilidad primaria. Ciertamente, debe advertirse que nuestra visión actual no es herencia exclusiva del darwinismo, sino más bien ha sido estructurada durante el siglo XX en la medida en que fue lográndose la integración entre el darwinismo y la genética mendeliana. Pero, en principio, hay acuerdo por parte de los historiadores y los filósofos de la ciencia, en que la incorporación de la aleatoriedad como fuente inicial de variabilidad, terminó por “enterrar” la consideración de las causas finales y la visión teleológica en las ciencias de la vida.

#### *Búsqueda y reconocimiento de las causas proximales*

Tal como fue mencionado en el párrafo anterior, uno de los principales elementos legados por el darwinismo se refiere al desplazamiento de la atención en las causas finales (herencia directa del pensamiento griego clásico, primero, y del pensamiento teológico cristiano, luego) a las causas próximas. De esta manera, se concretan ciertos valores epistémicos pregonados por la comunidad científica en los últimos siglos, en consonancia con tendencias epistémicas de la Modernidad, las cuales ya habían tenido un notable éxito en las ciencias físicas. De hecho, esta propuesta parece haber incidido en una conceptualización de los mecanismos como “fuerzas”, a través de una clara analogía con la obra legada de

Newton (Sober & Lewontin 1982). Así, a partir de algunas teorías generadas a través del siglo XIX, desde aquel ser vivo primigenio se fueron alterando las entidades biológicas, modificadas por procesos susceptibles de ser estudiados, por lo que la comprensión de los mecanismos operantes en cada situación permitiría descubrir las causas de la evolución (Sober 1982).

Este lugar central asignado a los mecanismos evolutivos en la propuesta darwiniana (incorporada en el cuerpo teórico de la biología a comienzos del siglo XX) resultó ser una de las rupturas principales respecto de teorías evolutivas alternativas, tales como la propia lamarckiana. Esta alteración no solo se daba a nivel teórico, sino también en el plano epistémico en general: solo a través del estudio de los mecanismos de la evolución sería posible abrir el camino a una biología que se alejara de lo meramente descriptivo: “Para el estudiante principiante, y no menos para el profesor y el especialista, la idea de evolución da sentido a lo que de otro modo sería una tediosa descripción de hechos áridos que debería memorizarse y que pronto se olvidaría finalizados los cursos” (traducción libre de Dobzhansky 1966: ix). La frase de Dobzhansky subraya la diferencia entre explicar y describir: explicar con grandes leyes, pues explicar es además dar cuenta de la génesis de las variaciones registradas en términos de los mecanismos que les dan origen. A la luz de la historia de la síntesis biológica, los mecanismos evolutivos fueron propuestos a partir de investigaciones y formulaciones de modelos matemáticos en la primera mitad del siglo XX (Dobzhansky 1955, Provine 1986). De esta manera, los matemáticos vinculados con la genética de poblaciones –especialmente Fisher, Haldane y Wright– cumplieron un papel central en la formalización y decisión acerca de qué mecanismos debían considerarse los fundamentales en los procesos evolutivos.

Ahora bien, ¿cuáles son los mecanismos que modifican las frecuencias alélicas a escala supraindividual? Al respecto, a través del siglo XX prevaleció la posición de restringir los mecanismos evolutivos que actúan a escala poblacional solamente a la mutación (como mecanismo evolutivo, no como generadora de variabilidad), a la deriva génica, a la migración y a la selección natural (Ayala 1982). A partir de 1940, una discusión que se había dado hasta

entonces en relación con el “peso relativo” de los diferentes mecanismos evolutivos, se redujo al intento de dilucidar cuál de los dos mecanismos –selección natural o deriva génica– operaría en cada situación. Más aún, con el transcurso de los años, la propia síntesis fue restringiendo cada vez más el accionar de la deriva génica en las poblaciones naturales, y paralelamente, la selección natural se consolidó como el mecanismo principal del devenir evolutivo (Provine 1986). En particular, luego del análisis desarrollado por Wright y por Fisher, comenzó a reconocerse a la selección natural como el mecanismo evolutivo por excelencia. De esta manera, desde comienzos de los años cincuenta la selección natural se convierte en “la fuerza” utilizada para explicar, si bien no toda la historia de la biodiversidad, al menos sí la más relevante. La deriva génica debía contentarse con ser considerada una fuerza con relevancia significativa únicamente en poblaciones de tamaño reducido, condición que, según gran parte de los análisis evolutivos de aquel momento, solo se daba de manera excepcional en la naturaleza. Así, el predominio de la selección natural se consolidó definitivamente con la nueva generación de investigadores. En efecto, tal como veremos en la siguiente sección esta preeminencia selectiva también parece incidir en las diferentes áreas de la biología, más allá de la genética de poblaciones y/o la paleontología. Entrada la segunda mitad del siglo XX, Jacques Monod escribe su famoso libro “El azar y la necesidad”, una obra que lejos de equilibrar la importancia relativa de ambos mecanismos evolutivos, presenta una interpretación notablemente panseleccionista (Monod 1989).

#### *Desafíos en busca de una biología darwiniana*

La consideración de la diversidad biológica como el aspecto principal de la naturaleza de los sistemas vivos a ser indagado, y que fue consecuencia del darwinismo, no parece haber sido considerada con la misma intensidad y frecuencia en las diferentes áreas de las ciencias biológicas. Las razones serían variadas, por lo que debemos ser cuidadosos en cuanto a las interpretaciones del fenómeno. Por ejemplo, en una gran parte de los estudios realizados desde la neurobiología clásica, las propias dificultades metodológicas parecen

obligar a un estudio en términos modales más que en cuanto a su variabilidad. Del mismo modo, aquellas áreas asociadas a la búsqueda de ciertos beneficios tecnológicos (e.g., biomedicina, biotecnología) no parecen haber presentado entre sus objetivos centrales aspectos distintos a los propios valores modales, descuidando la variabilidad de los fenómenos. Sin embargo, más allá de dificultades metodológicas o de valoraciones comerciales, lo cierto es que esta alteración en cuanto a la investigación de la variabilidad, tal como era indicado por Lewontin, parece tratarse de una verdadera modificación en el propio programa de investigación que las ciencias biológicas debieron enfrentar a través del siglo XX. La limitación de su alcance dentro de la biología (Fig. 1) no es un aspecto que deba ser en principio desestimado, en la medida en que su incorporación en ciertas áreas de la biología ha contribuido a desterrar

cualquier herencia de esencialismo. Por ello, la vigencia de los estudios exclusivamente modales continúa una herencia esencialista que, aun cuando no reconocida por las propias investigaciones que la reproducen (Bennet 1987), impiden una caracterización propiamente darwinista.

La visión de un origen único de los sistemas vivos, al igual que en los casos anteriores, también produjo cambios aún más estructurales que el mero desplazamiento teórico en cuestión. Tal como anticipamos, por ejemplo, la incorporación definitiva de *Homo sapiens* en el “árbol de la vida” alteró la consideración de la naturaleza humana y, por ende, la característica que debe tener cualquier estudio que la aborde. En este caso, el positivismo (y sus versiones posteriores) parecen haber incorporado estas modificaciones con algún éxito (Fig. 1), aún bajo cierto abuso de una visión en extremo mecanicista de la naturaleza

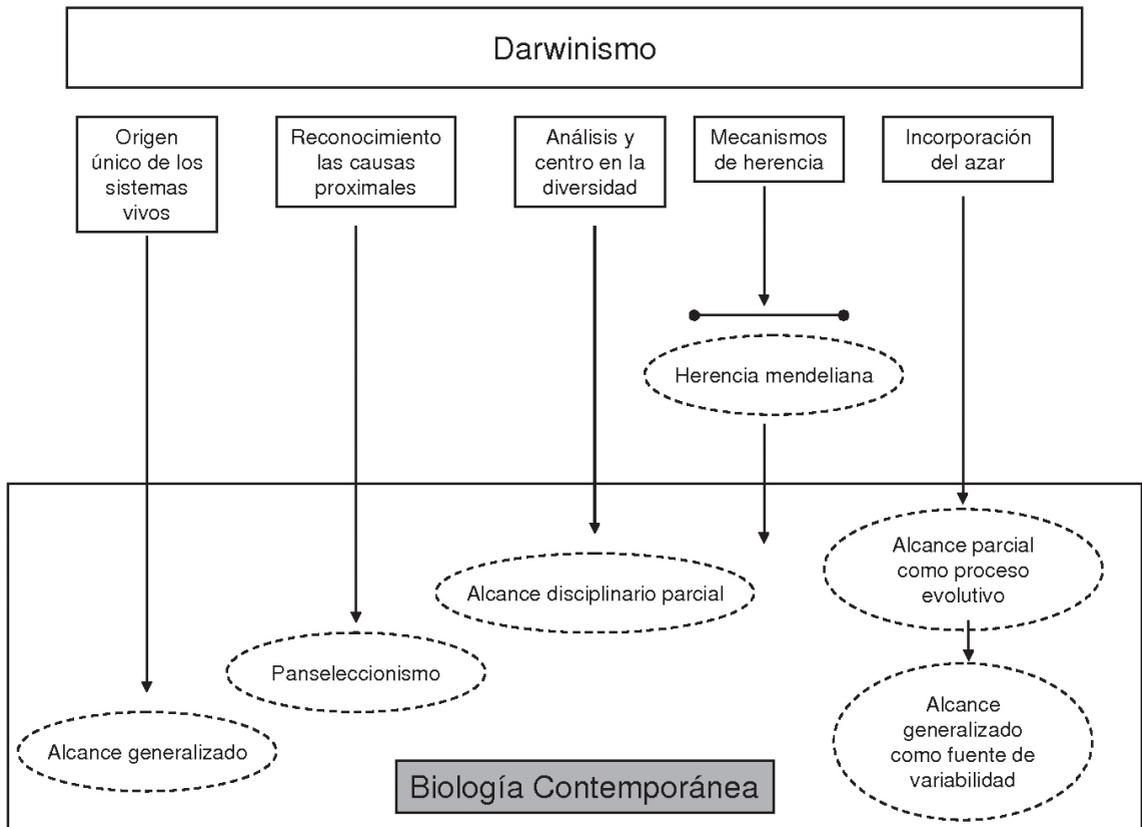


Fig. 1: Esquema general que presenta las principales continuidades y discontinuidades teóricas entre el darwinismo y la biología contemporánea.

General diagram showing the main continuities and discontinuities between Darwinism and contemporary biology.

humana y una supeditación absoluta (al menos hasta mediados del siglo XX) de las ciencias sociales respecto de las ciencias naturales.

La idea de que el azar es la fuente de variabilidad primaria, ha contribuido de una manera significativa a desplazar el uso y consideración de las causas últimas, por las propias causas proximales en la biología. Ciertamente, esto distaba de ser una novedad dentro del escenario de las ciencias modernas pero, sin lugar a dudas, se trató de una de las rupturas que mayor repercusión tuvo en los últimos siglos. Esta alteración recién sería incorporada en la biología a partir de la recuperación de los trabajos de Mendel y de los posteriores estudios de la genética clásica en el siglo XX. Incluso, se suele presentar como una de las causas internas del “eclipse” que sufrió el darwinismo entre aproximadamente 1880 y 1930, por su falta de un mecanismo aceptado de herencia y de origen de la variabilidad. Esta integración se hizo con notable éxito a partir de la década de 1930 y fue la denominada síntesis biológica entre la genética clásica y el darwinismo (Mayr 1980, Walton 1991, Bowler 1998). Ciertamente, esta consideración prioritaria de las causas próximas, ha sido compartida en los diferentes campos que componen el estudio de los seres vivos (Fig. 1), aún en aquellos en los que sus roles disciplinarios los hayan excluido dentro de su estudio, tal como es el caso de la sistemática (Rosenberg 1985, Folguera & di Pasquo 2009). En los últimos años, la aparición de algunas pseudoteorías como el “diseño inteligente” –impulsadas por sectores vinculados a corrientes religiosas– ha pretendido reinstalar la discusión sobre causas finales en la comunidad científica biológica. Sin embargo, y aun cuando resulta preocupante, esta arremetida no ha tenido arraigo (al menos hasta el momento).

Por último, la búsqueda mencionada de causas proximales para el caso de la biología evolutiva, fue realizada a través de estudios en el área de la genética de poblaciones (Ruse 1979, Mayr 1996). De hecho, esto se trata indudablemente de uno de los grandes aportes donde primero el darwinismo, y posteriormente la síntesis biológica, acertaron al caracterizar diversos mecanismos evolutivos así como sus interacciones (Falconer 1981, Futuyma 1998). Sin embargo, desde mediados del siglo XX, la multiplicidad de procesos evolutivos resultó en

un cierto escenario empobrecido a partir del uso y abuso de la selección natural como el proceso evolutivo único (Lieberman & Vbra 1995, Gould & Lloyd 1999). Esta tendencia, claramente registrada dentro de la biología evolutiva, fue también registrada en otras áreas de la biología, tales como en los casos de la etología y la fisiología comparativa (Brandon 1992). Incluso, con cierta frecuencia este inocente panselccionismo fue interpretado como un modo de “serle fiel” al propio darwinismo, aunque, a la luz de su propia historia, parece tratarse más bien de un recorte del mismo (Fig. 1). La búsqueda de adaptaciones pareció entonces tratarse del “punto de partida”, más que el “puerto de llegada”, de una investigación que contemple las diferentes causas proximales que pudieran explicar determinado carácter para cualesquiera clase de organismos.

#### CONCLUSIONES

##### *El darwinismo y el desafío de una biología unificada*

Tal como hemos visto, el darwinismo no solo ha generado rupturas en cuanto a las teorías aceptadas por parte de la comunidad científica, sino que se ha tratado de un verdadero cambio en los programas de investigación dentro de las ciencias biológicas. Esta alteración parece presentarse con cierto éxito en la biología en casos como el origen de los organismos vivos o el fin de las causas últimas, pero su alcance no está tan presente en otros aspectos centrales del darwinismo. Así, puede verse que en algunas áreas del conocimiento el darwinismo solo se ha filtrado mediante la implementación de recortes significativos (tal como el caso de la reducción de los procesos evolutivos a la selección natural), o bien a través de aspectos que aún no son debidamente incorporados en la investigación científica (tal como en el caso del estudio de la variabilidad). La incorporación de estos elementos, ya no como teorías aceptadas sino como programas de investigación, se presenta como un desafío importante para los fines de lograr una biología integradora capaz de aglutinar de manera coherente y fructífera la proliferación de los diversos campos que conviven en ella, así como de concertar vinculaciones interdisciplinarias.

## AGRADECIMIENTOS

Financiado por FONDAP 1501-0001. Agradecemos a Patricio A. Camus por la motivación e idea de este homenaje a Charles Darwin.

## LITERATURA CITADA

- AYALA FJ (1982) Beyond Darwinism? The challenge of macroevolution to the synthetic theory of evolution. *Philosophy of Science Association* 2: 275-291.
- BENNET AF (1987) Interindividual variability: An underutilized resource. En: Feder ME, AF Bennett, WW Burggren & RB Huey (eds) *New directions in ecological physiology*: 147-169. Cambridge University Press, Cambridge.
- BOWLER PJ (1989) *Evolution. The history of an idea*. University of California Press, Berkeley. 412 pp.
- BOWLER PJ (1998) *Historia Fontana de las ciencias ambientales*. Fondo de Cultura Económica, México DF. 467 pp.
- BRANDON RN (1992) A simple theory of evolution by natural selection. *Philosophy of Science* 59: 276-281.
- DEPEW DJ & BH WERBER (1996) Darwinism evolving. *Systems dynamics and the genealogy of natural selection*. *The British Journal for the Philosophy of Science* 47: 640-646.
- DOBZHANSKY T (1966) *La evolución, la genética y el hombre*. EUDEBA, Buenos Aires. 407 pp.
- DOBZHANSKY T (1955) A review of some fundamental concepts and problems of population genetics. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 20: 1-15.
- FALCONER DS (1981) *Introduction to quantitative genetics*. Longman Group Limited, Nueva York. 464 pp.
- FOLGUERA G & F DI PASQUO (en prensa) La relación disciplinar entre la genética de poblaciones y la paleontología en el marco de la teoría sintética de la evolución. *Episteme* (Brasil).
- FUTUYMA DJ (1998) *Evolutionary biology*. Sinauer Associates, Sunderland MA. 763 pp.
- LEWONTIN RC (2002) *El sueño del genoma humano y otras ilusiones*. Ediciones Paidós, Barcelona. 286 pp.
- GOULD SJ & EA LLOYD (1999) Individuality and adaptation across levels of selection: How shall we name and generalize the unit of Darwinism? *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 96: 11904-11909.
- LIEBERMAN BS & ES VRBA (1995) Hierarchy theory, selection, and sorting. *Bioscience* 45: 394-399.
- MARCOS A (1996) *Aristóteles y otros animales. Una lectura filosófica de la Biología aristotélica*. Promociones y Publicaciones Universitarias, Barcelona. 292 pp.
- MAYR E (1996) The modern evolutionary theory. *Journal of Mammalogy* 77: 1-7.
- MAYR E (1982) *The growth of biological thought. Diversity, evolution and inheritance*. Belknap Press, Harvard University Press, Cambridge, MA. 974 pp.
- MAYR E & WB PROVINE (1980) *The evolutionary synthesis*. Harvard University Press, Cambridge MA. 487 pp.
- MONOD J (1989) *El azar y la necesidad*. Tusquets, Barcelona. 243 pp.
- PROVINE WB (1986) *Sewall Wright and evolutionary biology*. University of Chicago Press, Chicago. 561 pp.
- ROSENBERG A (1985) *The structure of biological science*. Cambridge University Press, Nueva York. 281 pp.
- RUSE M (1979) *La filosofía de la biología*. Alianza Editorial, Madrid. 270 pp.
- SOBER ER (1982) The modern synthesis: Its scope and limits. *Proceedings of the Biennial Meeting of the Philosophy of Science Association* 2: 314-321.
- SOBER ER (1996) *Filosofía de la biología*. Alianza Editorial, Madrid. 362 pp.
- SOBER ER & RC LEWONTIN (1982) Artifact, cause and genic selection. *Philosophy of Science* 49: 157-180.
- WALTON D (1991) The units of selection and the bases of selection. *Philosophy of Science* 58: 417-435.

