

teorema

Vol. XXVIII/2, 2009, pp. 71-94

[BIBLID 0210-1602 (2009) 28:2; pp. 71-94]

Selección natural, creatividad y causalidad

Maximiliano Martínez

Andrés Moya

Whatever the cause may be of each slight difference in the offspring from their parents [...] it is the steady accumulation, through natural selection, of such differences when beneficial to the individual, that gives rise to all the more important modifications of structure, by which the innumerable beings on the face of this earth are enabled to struggle with each other, and the best adapted to survive.

[DARWIN (1989), *The Origin of Species*, capítulo V]

ABSTRACT

In this paper we defend a positive role of natural selection in the conformation of organismal form. Despite the currently widespread opinion that natural selection only has a negative role in the evolution of form, we argue, in contrast, that the Darwinian mechanism is a crucial (but not exclusive) factor in morphological organization. Analyzing some classic arguments, we propose to incorporate the notion of “downward causation” in the concept of “natural selection”. In our opinion, that kind of causality is fundamental in the operation of selection as a creative evolutionary process.

KEYWORDS: *natural selection, downward causation, positive view, cumulative selection.*

RESUMEN

En este artículo defendemos que la selección natural desempeña un papel positivo en la conformación de la forma orgánica. A pesar de la opinión bastante extendida en la actualidad de que la selección natural sólo tiene un papel negativo en la evolución de la forma, argumentamos por el contrario que el mecanismo darwiniano es un factor crucial (aunque no exclusivo) en la organización morfológica. Analizando algunos argumentos clásicos, proponemos incorporar la noción de “causación descendente” en el concepto de “selección natural”. En nuestra opinión, este género de causalidad es fundamental en la operación de la selección como un proceso evolutivo creativo.

PALABRAS CLAVE: *selección natural, causación descendente, enfoque positivo, selección acumulativa.*

I. INTRODUCCIÓN

Se sostiene usualmente en diversos ámbitos que, con su obra de 1859, Darwin explica y resuelve el asunto de la conformación de las adaptaciones (caracteres biológicos complejos) mediante el descubrimiento del mecanismo que llamó ‘selección natural’¹. Uno de los logros de Darwin sería, dado lo anterior, dar una respuesta en términos estrictamente naturalistas y mecanicistas al enigma del diseño en la naturaleza, en contraposición a la explicación teológica usual por ese entonces, esgrimida principalmente por William Paley [Paley ([1802] 1836), cf. Gould (1999)]. De hecho, es bien sabida la enorme influencia que tuvo la obra de Paley en el pensamiento de Darwin [Gould (1999)]. Dicha explicación mecanicista del diseño viviente, dada a través de un fenómeno natural positivo, la selección natural, se convierte en uno de los mayores éxitos de la revolución darwiniana.

Ahora bien, en las últimas décadas se ha suscitado una enorme controversia en torno al papel causal que desempeña la selección natural en la conformación misma de los caracteres fenotípicos de los organismos. Para muchos autores, a diferencia de lo que pensaba Darwin, la selección tiene poco (o nulo) rol en dicha conformación. Este tipo de argumentación abre, desde luego, un positivo y fructífero espacio para que sean consideradas acertadamente otro tipo de explicaciones acerca del origen de la forma orgánica, tradicionalmente desatendidas por la escuela darwiniana, pero conlleva el evidente peligro de que numerosos autores tiendan a suprimir (al menos teóricamente) el papel que en dicho fenómeno desempeña la selección natural. Desde este extremo, se considera a la selección natural como una fuerza meramente negativa sin incidencia alguna en el origen de la forma orgánica, dejándole únicamente la función de filtrar y distribuir el porcentaje, en una población, de las variantes ya presentes, originadas y conformadas por otro tipo de fuerzas biológicas (mecanismos de la herencia, constreñimientos del desarrollo o auto-organización, por ejemplo) [Sober ([1984] 1993), Saunders (1989); Müller (2003); West-Eberhard (2003); Kirschner y Gerhart (2005), entre otros]. Esta idea de ‘selección natural negativa’ [cf. Pust (2004), Martínez (2007)] se ha difundido enormemente y se ha afianzado vigorosamente en los últimos años.

Nuestro objetivo en lo que sigue será mostrar cómo la idea de selección natural negativa no concuerda adecuadamente con el papel que realmente desempeña en la evolución. Para ello, emprendaremos la construcción de un concepto de selección natural positiva que no sólo capture fielmente las intuiciones darwinianas, sino que tenga la suficiencia de explicar con mayor alcance la capacidad creativa que ella ostenta. A nuestro juicio, es un hecho innegable el que la selección natural desempeña un papel fundamental (mas no exclusivo) en la generación de la forma orgánica, razón por la cual la idea de selección natural negativa, arraigada en diversos ámbitos actualmente, es equivocada. Para lograr nuestro objetivo, acudiremos a varios trabajos en el

área que servirán como base de nuestra reforma conceptual. Retomaremos ideas presentes en los trabajos de Dobzhansky, Jacob, Ayala, Neander y Campbell, quienes proponen una selección positiva, con incidencia directa en la creación de las adaptaciones. Al final del trabajo defenderemos la importancia de la causalidad descendente como fuerza causal fundamental que subyace a la capacidad creativa de la selección natural.

II. SELECCIÓN NATURAL POSITIVA Y NEGATIVA

La mejor forma de entender el concepto de selección natural positiva es ver su oposición con la visión negativa de ella. Por tal motivo, nos remitimos al debate sostenido al respecto entre los filósofos Elliott Sober y Karen Neander [(1984) 1993]; (1988), (1995a); (1995b)]. El debate gira en torno al papel que desempeña la selección natural en la conformación de los caracteres adaptativos. Basados en el examen de este debate y apelando a autores como Ayala, Jacob, Dobzhansky y Campbell, explicaremos posteriormente cuáles son las ideas que están detrás de la afirmación de que la selección es una fuerza creativa en evolución.

*Sober y la selección natural como una fuerza negativa*²

Elliott Sober [(1984) 1993], pp. 148 ss., defendiendo una idea conservadora de la selección natural, ha argumentado persuasivamente que ella únicamente explica la persistencia y difusión (en tiempo evolutivo) de las adaptaciones. Según este autor, la selección natural de ninguna forma explica ni el desarrollo ontogenético de los caracteres adaptativos ni mucho menos su creación u origen. Así, el apelar a explicaciones selectivas en evolución está orientado a determinar las causas por las cuales los individuos con un carácter adaptativo específico prosperaron y persistieron desde el pasado, sobre individuos que no poseían dicho carácter. Por el contrario, para explicar el origen de un carácter debemos explicar los procesos mediante los cuales se origina o emerge el plan genético que lo codifica. Según Sober, la revolución darwiniana consiste en cambiar de contexto la pregunta por las adaptaciones: se trata de explicar su persistencia, no su origen. Desde este enfoque, podemos decir que la selección natural es una fuerza estrictamente negativa que opera como un filtro o cedazo, simplemente eliminando a los individuos menos aptos, seleccionando a los más aptos (que resultan serlo por las adaptaciones que tienen). Así, para Sober, Darwin resuelve el problema de la existencia de las adaptaciones explicando por qué los organismos que prevalecen (persisten) son aquellos que poseen ciertas adaptaciones. Es un error, según él, pensar que Darwin resuelve dicho problema al explicar cómo se originan en los individuos las adaptaciones que tienen. Así, siguiendo a este

autor, no es que Darwin esté proponiendo una respuesta naturalista a la pregunta de Paley (pregunta por la creación), lo que hace es plantear una nueva concepción acerca del tipo de preguntas que deben ser respondidas con relación a la diversidad (preguntas por la persistencia):

La selección natural no explica por qué yo tengo un pulgar oponible (en vez de no tenerlo). Este hecho cae bajo el ámbito de los mecanismos de la herencia. Hay sólo dos tipos de hechos que la selección natural puede explicar al nivel individual. Puede explicar por qué los organismos particulares sobreviven y por qué gozan de cierto grado de éxito reproductivo. Pero las propiedades fenotípicas y genotípicas de los individuos —propiedades morfológicas, fisiológicas y conductuales— caen fuera del dominio propio de la selección natural [Sober ([1984] 1993), p. 152]³.

Sober tiene un ejemplo ilustrativo al respecto [[1984] 1993, pp. 149]. Nos dice que imaginemos un salón de clases (salón C) en donde hay diez niños, los cuales están en un nivel de lectura tres. Ahora, si nos preguntamos por qué los niños del salón C leen en un nivel tres, podemos responder de dos formas. Si tomamos en cuenta la explicación del desarrollo, entonces debemos explicar cómo cada niño va desarrollando paulatinamente la habilidad de leer, hasta llegar al nivel tres. Si atendemos a la pregunta por la selección, debemos averiguar cuál fue el criterio exigido para permitir el ingreso de los individuos al salón C (en este caso, tener un nivel tres de lectura). En el primer caso los niños se toman como individuos dinámicos, en el segundo se toman como estáticos (figura 1).

SALÓN C: 10 NIÑOS

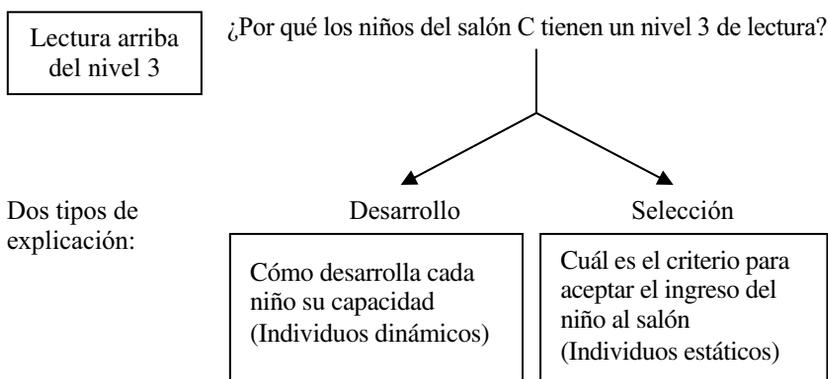


FIGURA 1: Dos tipos de explicación para un mismo rasgo: una capacidad de lectura de nivel tres, según Sober. La explicación del desarrollo da cuenta de cómo los individuos de una población adquieren ciertas propiedades (cambio individual). La explicación por selección elucida cómo

una población viene a componerse de individuos con ciertas propiedades (cambio en la población). Para Sober, éstos son dos asuntos totalmente diferentes y la selección natural sólo explica el segundo [Gráfica tomada de Martínez 2007. Reproducida con autorización de autor y editor].

Nos dice Sober:

La frecuencia de los caracteres de una población puede ser explicada por la selección natural, pero esta no puede explicar la posesión misma de esos caracteres en dicha población [...] las explicaciones seleccionistas, a diferencia de las del desarrollo, no explican hechos que se dan al nivel de las poblaciones agregando las explicaciones que se dan a nivel individual. La selección natural puede explicar por qué todos los individuos en el salón C leen en un nivel tres, pero no lo hace por mostrar cómo cada uno adquiere tal capacidad [Sober ([1984] 1993), pp. 152].

Así, para Sober, el único criterio para permitir el acceso al salón C es que el individuo tenga un nivel determinado de lectura (nivel tres), sin importar cómo adquirió y desarrolló tal capacidad, lo cual es un asunto completamente diferente (y que puede tener, en cada caso, una respuesta diferente):

Las dos explicaciones dan cuenta de por qué los individuos del salón C leen en un nivel tres, pero lo hacen por ubicar tal proposición en diferentes contextos. La historia del desarrollo nos dice cómo cada individuo adquiere la habilidad de lectura que tiene. La historia de la selección muestra cómo el salón contiene individuos que leen en un nivel tres y no individuos con otros niveles de lectura [Sober [1984] 1993, pp. 149].

La explicación seleccionista expuesta aquí tiene como foco la distribución de un carácter en una población, no el origen del carácter en un individuo y su desarrollo particular.

Esta línea de argumentación ha resultado bastante persuasiva, pues numerosos autores (biólogos y filósofos) han adoptado, de una u otra forma, una versión compatible a la selección natural negativa de Sober [Endler (1986); Saunders (1989); West-Eberhard (2003), Walsh (1998); Ariew (2003); Müller (2003); Pust (2004); Lewens (2004); Kirschner y Gerhart (2005). Para una idea similar de selección natural negativa, previa a la de Sober, ver Ohno (1970)]⁴, lo que ha reforzado la crítica al neodarwinismo de ser una teoría incompleta y parcial del fenómeno evolutivo. El planteamiento que se desprende de aquí es que si la selección natural no es un factor causal en la generación de la forma orgánica, entonces es necesario acudir a otras áreas de la biología para explicar este fenómeno fundamental y primario. Asimismo, podemos decir que esta noción negativa viene apoyada por diversos argumentos o metáforas intuitivamente poderosas, recurrentemente asociadas al proceso de selección natural: la selección natural actuando como un ‘filtro’ que elimina a los individuos (y sus adaptaciones) menos aptos; o como unas

‘tijeras de jardinero’ que podan al árbol de la vida. Tanto las variantes a filtrar como las ramas a podar existen previamente al filtro o a la poda, lo que implica que la selección natural (ya sea en forma de filtro o de tijeras) no desempeña ningún papel en el origen mismo de aquéllas.

La selección natural como una fuerza creativa

Desde una perspectiva contraria, numerosos autores defienden el papel causal-positivo de la selección natural, ofreciendo argumentos que intentan ilustrar la forma en que la selección natural tiene influencia directa sobre la conformación de los rasgos de los organismos [Darwin (1859); Ayala (1970), (1993), (1999); Dobzhansky (1974); Jacob ([1977] 2007); Dawkins (1986); Wimsatt y Schank (1988); Neander (1988), (1995a), (1995b); Doolittle (1994); Matthen (1999), (2002), (2003); Gould (2002); Moya y Latorre (2004); Forber (2005); Nanay (2005); Martínez (2007)]. Por ejemplo, en su monumental *The Structure of Evolutionary Theory*, Gould (un autor no necesariamente pro-darwiniano) afirma:

La Selección Natural obviamente se ubica en el centro de la teoría de Darwin, pero debemos reconocer como su segundo postulado fundamental la afirmación de que la selección natural actúa como la fuerza creativa del cambio evolutivo. La esencia del darwinismo no puede residir en la mera observación de cómo opera la selección natural –porque generalmente se ha aceptado un papel negativo para ella, pues elimina al no adaptado y preserva el tipo [Gould (2002), pp.139].

Asimismo, uno de los principales defensores del papel creativo de la selección natural, Ayala, nos dice:

La SN ha sido comparada con un filtro que retiene las escasas mutaciones útiles que aparecen y elimina las frecuentes mutaciones dañinas. La selección natural actúa de esa manera, pero es mucho más que un mero proceso negativo, puesto que es capaz de generar novedad e incrementar la probabilidad de ciertas combinaciones genéticas que de otra manera serían extremadamente improbables. La selección natural es, en este sentido, creativa [Ayala (1970), p. 5; (1999)]⁵.

Ayala ha ilustrado dicho papel creativo, la generación de la novedad, a partir del siguiente ejemplo [(1993), (1999)]. *Escherichia coli* es una bacteria que necesita del aminoácido histidina para su crecimiento. Si arrojamos unas cuantas bacterias a 1 cc de histidina éstas se multiplicarán y tendremos, en un par de horas, de dos a tres mil millones. En dicha bacteria, mutaciones esporádicas de resistencia al antibiótico estreptomycinina ocurren en el orden de uno en cada cien millones. Si agregamos estreptomycinina a nuestras bacterias, tendremos que sólo sobrevivirán de veinte a treinta, las cuales, de nuevo, se mul-

tiplicarán y en pocas horas llegarán a ser de veinte a treinta millones, todas resistentes al antibiótico. Así mismo, mutaciones esporádicas de *Escherichia coli* con capacidad para crecer sin histidina ocurren en el orden de cuatro en cien millones. Si trasladamos ahora nuestras bacterias a un medio sin histidina, sólo sobrevivirán unas cien. Éstas a su vez se multiplicarán y en unas horas serán nuevamente de dos a tres mil millones, todas resistentes a la estreptomycinina y con la capacidad de crecer sin histidina. De esta manera, mientras que la probabilidad de que las dos mutaciones ocurran espontáneamente en la misma bacteria es de cuatro en diez mil millones, la selección natural ha producido bacterias con tales características en sólo dos pasos. Para Ayala, es en este sentido en que se afirma que la selección es creativa: la selección natural produce combinaciones de genes que de otra manera serían altamente improbables [(1999), p. 8; (1993), p. 13]. Véase la figura 2 (p. 78):

Neander y la selección acumulativa

Con el propósito de responder a Sober, Karen Neander elabora un argumento para defender la creatividad de la selección natural basado en la idea de acumulación [(1988); (1995a), (1995b)]. Neander distingue dos tipos de selección: de un solo paso y acumulativa. En una secuencia que genera resultados al azar y luego escoge uno de ellos (secuencia Azar/Selección), la selección de un solo paso puede involucrar múltiples repeticiones, pero estas son aisladas y no interconectadas entre sí. Por ejemplo, múltiples lanzamientos de una moneda.

$$(A \rightarrow S) \quad (A \rightarrow S) \quad (A \rightarrow S)$$

Por el contrario, la selección acumulativa involucra múltiples repeticiones interconectadas

$$(A \rightarrow S) \longrightarrow (A \rightarrow S) \longrightarrow (A \rightarrow S)$$

Los resultados de cada tipo de selección son muy diferentes, debido a la manera en cómo opera cada una. En la selección de un solo paso, el resultado de cada secuencia Azar/Selección está aislado de los demás y no altera los resultados probables de las secuencias futuras. Por el contrario, en la selección acumulativa cada secuencia Azar/Selección influye y altera los resultados posibles de las secuencias futuras, pues toda secuencia opera sobre los resultados de la secuencia previa (salvo, claro está, la primera). El siguiente ejemplo, el cual es una modificación nuestra del que usa Neander [(1995), p. 74], ilustra

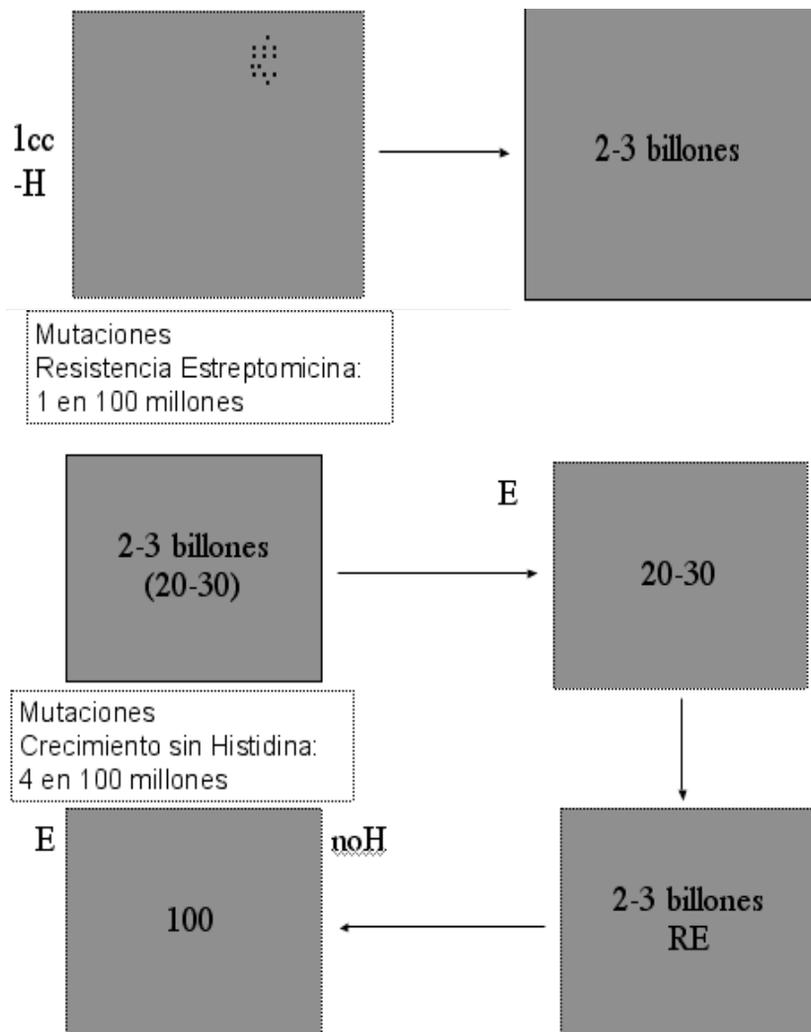


FIGURA 2. Secuencia de mutaciones de *Escherichia coli*. En sólo dos pasos y bajo las condiciones adecuadas, se conjugan dos rasgos en un grupo específico de bacterias. Esta conjugación es altamente improbable sin eventos de selección natural.

la influencia de la selección acumulativa en la probabilidad de ocurrencia de los resultados posteriores de secuencias Azar/Selección interconectadas. Imagíne que tenemos una urna que contiene dieciséis bolas, la mitad de las

cuales están numeradas de diez a ochenta en múltiplos de diez. En el fondo de la urna hay ocho hoyos con los números 10, 20, 30, 40, 50, 60, 70 y 80, en donde, tras un giro de la urna, deben caer las respectivas bolas cuyos números concuerden, es decir, la bola con el número 10 en el hoyo 10, la 20 en el hoyo 20, etc. La probabilidad de que después de hacer girar la urna caigan en los ocho hoyos las bolas respectivas es extremadamente baja. Podría uno pasarse la vida intentándolo una y otra vez sin obtener éxito. Ahora, imagine que, en los múltiples intentos, cada vez que una bola acertada cae en uno de los ocho hoyos, ésta permanece allí de ahora en adelante (no se sale de su hoyo en los nuevos giros). De esta manera, tras múltiples giros, la probabilidad de llenar los ocho hoyos con las bolas respectivas va, paulatinamente, aumentando considerablemente. ¿Cómo se relaciona este ejemplo con el proceso de selección natural? Para Neander, la versión de selección natural de Sober tiene como base la idea de selección de un solo paso, en donde la mutación es seguida de selección, e ignora la selección acumulativa, cuando la selección es seguida por posterior mutación o recombinación. El punto es que, para Neander, la selección natural opera como la selección acumulativa, no como la de un solo paso. En la naturaleza, un proceso de selección precedente puede alterar en gran medida la probabilidad de ocurrencia de resultados posteriores (traducidos en frecuencias génicas subsiguientes). Esta incidencia de la selección natural en los subsiguientes procesos de selección es posible gracias al mecanismo de la herencia. Neander, adicionalmente, se vale del siguiente razonamiento [Neander (1995a), p. 77; pero ver Lewens (2004), p. 33⁶]: imaginemos que tenemos tres tipos de protoojos, G3, G2 y G1. G3 es levemente mejor (en términos de adaptación) que G2 y G2 levemente mejor que G1. G1 es genéticamente más cercano a G2 que a G3 y G2 se encuentra a la misma distancia genética de G1 y de G3. Ahora bien, si en una población de estrictamente individuos con G1 uno de ellos muta a G2, haciendo que tras varias generaciones el rasgo G2 se fije y desplace a G1, entonces la selección natural, al haber escogido y permitido que se fijara G2 debido a su mayor grado de aptitud, ha incrementado enormemente la posibilidad de que aparezca G3 (pues G3 es más cercano a G2 que a G1). En palabras de Neander: “La selección hace más que meramente distribuir genotipos y fenotipos [...]: al distribuir los fenotipos y genotipos existentes desempeña un rol crucial, determinando qué nuevos genotipos y genotipos emergen” [Neander (1995b), p. 585]. Así, en términos probabilísticos⁷, la selección natural promueve los cambios en dirección del incremento del diseño adaptativo, siempre y cuando este incremento implique un aumento en la aptitud de los portadores del rasgo. Es en este sentido que Neander toma a la selección natural como una fuerza creativa.

Hasta aquí esperamos haber mostrado de manera clara la importancia que los dos enfoques de la selección natural tienen a la hora de dar una explicación de los caracteres de los organismos. Si seguimos a Sober y a los de-

fensores de la selección natural negativa, la selección natural está lejos de desempeñar un papel causal en la generación de la forma orgánica. Si nos adherimos a la propuesta contraria, la selección natural tiene un papel causal básico en la generación de las formas adaptadas. Ahora bien, en este punto se hace evidente la necesidad de determinar con mayor precisión el tipo de causalidad con que opera la selección natural positiva. Antes de pasar a examinar este tema, quisiéramos detenernos en la idea de creatividad que para la selección natural exponen, en dos de sus trabajos clásicos, Dobzhansky y Jacob, los cuales ilustran en cierta medida el tipo de causalidad al que nos referiremos enseguida.

La 'canalización' de Dobzhansky, el 'tinkering' de Jacob y la no isotropía de la variación

A esta altura del texto creemos que es posible comprender de una forma más adecuada dos conceptos usados en la década de los setenta del siglo pasado: 'canalización' y 'bricolaje' (*canalization* y *tinkering*), para representar la acción creativa de la selección natural. Estos conceptos fueron introducidos por Dobzhansky y Jacob respectivamente, dos de los biólogos más influyentes de la época. En *Chance and creativity in evolution* [Dobzhansky (1974)], este autor explica la forma en que la selección natural es creativa a partir de la acumulación de variaciones exitosas, llegando a imprimir dirección evolutiva adaptativa a los caracteres de los organismos. El texto de Dobzhansky refleja la claridad de la intuición de este autor al respecto y sirve de base a los posteriores trabajos de Ayala⁸ y Neander. Ahora bien, un asunto que llama la atención en el trabajo mencionado de Dobzhansky es la palabra que utiliza para representar la acción causal de la selección natural en el proceso de dar dirección evolutiva adaptativa a un rasgo: *canalización*. Dobzhansky usa las palabras 'canalización' y 'dirección' para describir el rumbo o inclinación adaptativa que la selección natural impone a los procesos de mutación y recombinación. Un punto muy importante que señala Dobzhansky es que las posibilidades de mutación de un gen están determinadas por su historia evolutiva: "El repertorio mutacional de un gen es una función de su estructura y, por ende, de los millones de años de su evolución" [Dobzhansky ([1974] 1983), p. 402]⁹. Para Dobzhansky, la palabra 'azar' está mal utilizada cuando se habla del origen de la mutación y de sus efectos. Esta afirmación de Dobzhansky, a nuestro modo de ver, tiene una fuerte implicación en teoría evolutiva: la variación (producida por mutación y recombinación) no es aleatoria ni isotrópica, pues ella está condicionada por su historia, la cual, a su vez, está condicionada por la selección natural (sobre la importancia de este punto se volverá más adelante). En otras palabras, lo que señala Dobzhansky es que la variación es dirigida por su carga histórica, la cual, a su vez, ha sido

configurada (en un aspecto muy importante y determinante) por la selección natural:

[...] ha de recalarse que la selección limita al azar y hace que la evolución sea direccional. En general, aunque no invariablemente, la selección incrementa la capacidad de adaptación de la población a su ambiente. Es responsable de la teleología interna [Ayala (1968)] tan sorprendentemente aparente en todos los seres vivos. La confusión de la mutación y la recombinación es inclinada y *canalizada* en dirección de la capacidad de adaptación” [Dobzhansky ([1974] 1983), pp. 404-5 – énfasis nuestro].

Por su parte, en *Evolution and Tinkering* ([1977] 2007), Jacob usa esta última palabra, ‘tinkering’ (que traducimos como ‘bricolaje’), para describir la creatividad constreñida y limitada de la selección natural, la cual opera sobre material que tiene ante sí y que ha sido condicionado por los eventos de selección previos. Según Jacob, la selección natural produce nuevas estructuras, órganos y especies, pero siempre partiendo del material ya presente:

Pero la selección natural no actúa meramente como un cedazo que elimina las mutaciones perjudiciales y favorece la reproducción de las beneficiosas como se sugiere a menudo. A la larga, integra mutaciones y las ordena en patrones adaptativamente coherentes ajustados durante millones de años y durante millones de generaciones como respuesta a los retos ambientales. Es la selección natural la que da dirección a los cambios, orienta la causalidad y, lenta y progresivamente, produce estructuras más complejas, nuevos órganos y nuevas especies. Las novedades surgen de la asociación inédita del material viejo. Crear es recombinar [Jacob ([1977] 2007), pp. 204. Traducción modificada].

Para este autor, la acción de la selección natural en la evolución se asemeja a la de un aficionado al bricolaje (‘tinkerer’), personaje que actúa oportunista-mente de acuerdo al material que tiene enfrente, creando a partir de los condicionamientos que este último impone. En un tipo de limitación positiva similar (producida por la contingencia y la historia de los eventos ocurridos a lo largo de la filogenia de los organismos) descansa la creatividad de la selección natural en evolución:

Este modo de funcionamiento [bricolaje] tiene varios aspectos en común con el proceso de evolución. A menudo, sin proyecto definido alguno a largo plazo, un aficionado al bricolaje da funciones inesperadas a sus materiales para producir un nuevo objeto. De una rueda rota de bicicleta, saca una ruleta; de una silla rota la caja de una radio. De manera similar, la evolución hace un ala de una pata o una componente del oído de un trozo de mandíbula. Naturalmente, para eso se necesita mucho tiempo. La evolución se comporta como un aficionado al bricolaje que, a lo largo de los siglos, iría modificando lentamente su obra, retocándola sin cesar, cortando aquí, alargando allá, valorando las oportunidades para

adaptarla progresivamente a su nuevo uso [Jacob ([1977] 2007), pp. 206. Traducción modificada].

Ahora bien, llamamos la atención sobre estos dos conceptos (canalización y bricolaje) debido a su capacidad de representación de la causalidad con la que opera la selección natural: la selección natural opera sobre el material que ella previamente ha conformado, delimitado y canalizado mediante la acumulación de los eventos de selección pasados. Este hecho es el que hace que la selección natural pueda imprimir dirección evolutiva a la variación a través de los canales impuestos por ella misma. La selección natural, como dice Jacob, sólo puede operar sobre el material que ya está presente. El punto es que ese material ya viene condicionado, canalizado y constreñido por la acción discriminante y paulatina de los eventos pasados de selección natural, como afirma Dobzhansky. El análisis que presentamos acerca de la selección creativa en la sección anterior puede verse, a la luz de las afirmaciones de Dobzhansky y Jacob, como una reelaboración y reformulación de las ideas intuitivas expuestas por estos autores al respecto¹⁰.

Es momento de pasar a la última parte del presente texto, en donde proponemos retomar la propuesta de D.T. Campbell de describir la causalidad operante de la selección natural como un caso de causalidad descendente. A nuestro modo de ver, el concepto de ‘causalidad descendente’ captura y refleja de manera adecuada y exitosa el tipo de causalidad creativa presente en la selección natural que hemos venido defendiendo. Este concepto va muy de la mano con los conceptos de ‘canalización’ y de ‘bricolaje’ que acabamos de resaltar.

III. SELECCIÓN NATURAL Y CAUSALIDAD DESCENDENTE

We urge that interlevel causation should feature centrally in explanatory hypothesis of evolution.

[VRBA & ELDREDGE 1984]

Campbell y su propuesta de causalidad

La noción de causalidad descendente (*downward causation*) ha sido analizada y referida —principalmente— en discusiones sobre reduccionismo, emergentismo, niveles jerárquicos de organización biológica, epistemología evolucionista, superveniencia mental, biología de sistemas y teoría de los sistemas complejos [Campbell (1974); Popper ([1978] 1997); Kim, J. (1992), (2000); Emmeche *et al.* (2000); Bickhard (2000), (2003); Moreno (2000); Moreno y Umerez 2000; El-Hani y Emmeche (2000); Kim 2001; Newman

(2003); Bickhard y Campbell (2003); Emmeche (2004); Soto y Sonnenschein (2004); Noble (2006); Abrantes (2007); Bedau ([2003] 2008); Laland, Ogdlen-Smee y Gilbert (2008)]¹¹. Actualmente, al respecto de dicha noción se han realizado importantes avances, los cuales no sólo involucran los tipos de discusiones mencionados, sino que abarcan en gran medida todo el marco conceptual de la biología teórica contemporánea. Es por esta razón que resulta de vital importancia analizar la pertinencia del concepto de causalidad descendente en relación con el concepto de la selección natural como una fuerza causal. Si bien, como acabamos de decir, actualmente existen importantes adelantos en la consolidación y comprensión del fenómeno de la causalidad descendente (no exentos de controversia), para nuestros propósitos nos ceñiremos por ahora a la exposición canónica y básica realizada por Campbell. Nuestro objetivo es vincular la noción de causalidad descendente, en su formulación original (y por ende, formulación clara y robusta), con el argumento de la selección natural creativa, razón por la cual nos mantendremos al margen de las discusiones mismas (tanto apoyos como críticas) que se dan en torno a la fenomenología de dicha causalidad. Esperamos poder tratar detenidamente tales discusiones en una futura ocasión.

El teórico encargado de dar los lineamientos iniciales a esta idea no ortodoxa de causalidad fue Donald Campbell, su trabajo se ha convertido en el fundamento de múltiples e importantes trabajos posteriores sobre la noción en cuestión (como los arriba referenciados). Veamos en qué consiste su análisis. Campbell ([1974] 1983), pp. 180 ss.] afirma que la naturaleza se organiza jerárquicamente en diferentes niveles: moléculas, células, tejidos, órganos, organismos, poblaciones, especies y ecosistemas, cada uno de los cuales tiene una realidad factual y organiza las unidades reales existentes en el nivel inferior. Por otra parte, propone cuatro principios: 1. Todos los procesos de niveles superiores están restringidos por y actúan en conformidad con las leyes de los niveles inferiores. 2. Los alcances teleonómicos¹² de los niveles superiores requieren mecanismos y procesos específicos de los niveles inferiores. 3. La evolución biológica encuentra regularidades que no son descritas por las leyes de la física y la química y que no podrán ser descritas en el futuro por sustitutos de ellos. 4. (Principio de causalidad descendente) Donde opera la selección natural, en un nivel superior de organización, a través de la vida y muerte de las entidades en dicho nivel, las leyes de este sistema selectivo de nivel superior determinan en parte la distribución de los eventos y sustancias del nivel inferior. De esta manera, todo proceso en un nivel inferior de una jerarquía está restringido por y actúa en conformidad con las leyes de los niveles superiores (compárese con el punto 1). De acuerdo con lo anterior, la causalidad es descendente cuando se toman en consideración lapsos sustanciales de tiempo (agrupando numerosas generaciones) como si fueran un solo instante, a diferencia de la causalidad tal como es entendida usualmente en las discusiones filosóficas y por el sentido común (a la que Campbell llama ‘causa-

lidad instantánea' y otros 'causalidad ascendente' *–upward causation–*). El agrupar numerosas generaciones de entidades autoreplicantes temporalmente sucesivas es requisito fundamental para comprender el punto central que pretende capturar el concepto de causalidad descendente, pues es de esta forma en la que los eventos y los estadios de un nivel superior influyen causalmente (en el futuro) sobre sus mismas replicaciones posteriores. Ésta es la forma en la que las entidades generacionalmente sucesivas de un nivel superior establecen una conexión causal: a través de la acción que ejercen sobre las entidades futuras de niveles inferiores, las cuales, a su vez, se encargan de la construcción de las nuevas entidades del nivel superior (en un proceso de típica causalidad ascendente). Ahora bien, si asumimos que todo nivel superior en una organización jerárquica tiene influencia causal, en su proceso de replicación, sobre los niveles inferiores que lo conforman, para el objetivo que nos compete resulta de mayor utilidad referirnos, en lo que sigue, a dos niveles: [1] el de los individuos (fenotipo) y [2] el molecular (genotipo).

Con el fin de hacer más claro este asunto reconstruimos el ejemplo que usa Campbell [(1974) 1983], pp. 236] para ilustrar la acción de la causalidad descendente: si atendemos a la anatomía de las mandíbulas de una hormiga obrera, observamos que su superficie y los ligamentos musculares cumplen las leyes de la palanca de Arquímedes (macromecánica), y están diseñadas de manera óptima para aplicar una fuerza máxima a determinada distancia de la articulación. Este hecho está de acuerdo con la física, pero es distinto del que implican las leyes moleculares (que son las que rigen la producción de las proteínas específicas que construyen el músculo y la concha del sistema mandibular). Tales leyes de la macro-mecánica operan a nivel de los organismos. Así, según Campbell, para comprender y explicar la distribución precisa y particular de las proteínas que construyen la mandíbula, así como su correspondiente secuencia específica de DNA, las cuales se encuentran en un nivel inferior (molecular), necesitamos de las leyes de la palanca del nivel superior (nivel de individuos). Para Campbell, éste es uno de los procesos que implica dos sentidos de causalidad, ya que es la selección natural a la escala de los organismos la que determina (causa) qué tipos específicos de proteínas están presentes en el nivel molecular, aunque la microdeterminación (causa) inmediata vaya en sentido DNA-proteína-mandíbulas (ver figuras 3 y 4). Es así como los eventos de un nivel superior de organización, como resulta ser el de los individuos, determinan en parte la permanencia, conformación y distribución de la organización de las entidades de niveles inferiores (DNA), las cuales a su vez reproducirán posteriormente y mediante causalidad instantánea o ascendente nuevas entidades de nivel superior. En otras palabras, el éxito o fracaso adaptativo de ciertas entidades de los niveles superiores influye de forma determinante sobre la presencia, permanencia y distribución en el futuro de las entidades de nivel inferior que las (re)producen. El papel adaptativo de las mandíbulas de las hormigas determina la permanen-

cia o desaparición de las cadenas de DNA que las producen. Es en este sentido que las entidades de niveles superiores, a través de la causalidad descendente, tienen incidencia sobre los eventos futuros de las entidades tanto de su mismo nivel (individuos) como de los niveles inferiores que las componen (DNA).

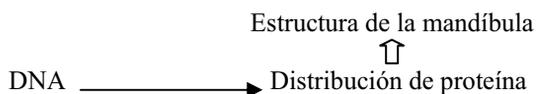


FIGURA 3. Proceso de típica causalidad ascendente: el DNA codifica para una proteína, la cual construye una estructura mandibular específica.

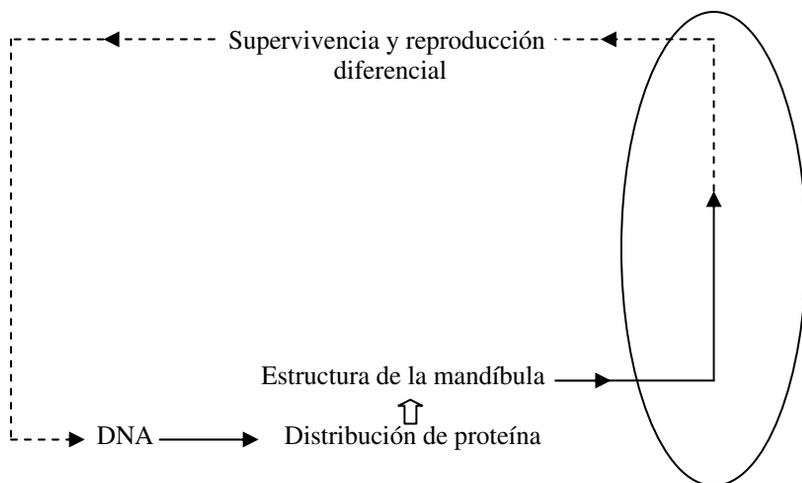


FIGURA 4. Proceso o ciclo conjunto de causalidad ascendente y descendente. La línea continua representa la causalidad ascendente: el DNA codifica para una proteína específica que construye una estructura mandibular particular. Esta estructura se desenvuelve en el entorno. El proceso de causalidad descendente, representado por la línea discontinua, inicia al permitir la permanencia de ese tipo de mandíbula y de la configuración particular de DNA que la construye, en la siguiente generación, dependiendo de su desempeño en el entorno (medido en grados de aptitud) [Las figuras 3 y 4 son una adaptación de las gráficas presentadas por Nancey Murphy en *The Problem of Mental Causation*, Winstanley Lecture, Trinity College, Cambridge, el 8 de noviembre de 2001].

Reformando el concepto de selección natural

Ahora bien, vinculando esta noción de causalidad descendente con las propuestas de selección positiva de Ayala y Neander, por un lado, y con la concepción de creatividad de Dobzhansky y Jacob, por el otro, podemos decir que los eventos que ocurren en un instante t en un nivel superior determinan las entidades y eventos que aparecerán posteriormente en el nivel inferior, todo esto en una cadena reproductiva. La selección a nivel individual (nivel superior) determina cuál es el material genético (nivel inferior) que prevalecerá y cual desaparecerá en la(s) siguiente(s) generación(es). La causalidad descendente de la selección natural es posible gracias al fenómeno de la herencia. Y es precisamente tal tipo de causalidad el que le permite a la selección natural determinar y canalizar el material sobre el cual aparecerá la futura variación, donde ella misma posteriormente operará. A nuestro modo de ver, este hecho fundamental obliga a una recomposición del concepto de selección natural en donde se incorpore la noción de causalidad descendente. Esta reformulación permite capturar de una forma más clara el papel causal positivo de la selección natural en la generación y dirección que toma la forma orgánica.

En la acción de la selección natural, operando a un nivel superior e influyendo a la vez el material futuro del nivel inferior, es posible discriminar cuatro puntos centrales: 1, la influencia de la selección natural sobre el material genético futuro se ejerce a través de la causalidad descendente; 2, esta influencia está representada en el hecho de la canalización o dirección evolutiva que la selección natural imprime a dicho material; 3, cada evento de selección opera (a la manera de un aficionado al bricolaje —o *tinkerer*—) sobre el material presente que ella misma ha venido canalizando históricamente durante las sucesivas generaciones de un linaje; 4, el influir sobre el material genético futuro (nivel inferior) le permite, por transitividad, influir sobre los individuos (nivel superior) que dicho material genético construye.

Dicho esto, creemos pertinente hacer un par de aclaraciones con respecto al análisis que llevamos a cabo sobre la relación de la causalidad descendente con la selección natural. En primer lugar es necesario tomar como base la suposición de la existencia real de niveles biológicos organizados de manera jerárquica, así como la presuposición de que ellos se relacionan causalmente. Dándole el trasfondo ontológico necesario a la anterior afirmación, no es difícil aceptar que en la naturaleza existen una serie de estructuras organizadas las cuales, a medida que se analizan en un marco más amplio, se ven incluidas dentro de otras de mayor tamaño y complejidad¹³.

La segunda aclaración pertinente es que la propuesta de la causalidad descendente no da lugar a dos tipos de acciones causales temporal y ontológicamente separadas (causalidad ascendente y descendente), sino que llama la atención sobre la forma en que una serie de un mismo tipo de evento cau-

sal (causalidad ascendente), se concatena como un continuo histórico que liga múltiples pasos: si atendemos a un solo paso, observaremos una relación de tipo causal ascendente, por el contrario, si atendemos a una secuencia de ellos, veremos además la acción de la causalidad descendente. Es decir, la forma en que se observa o se entiende la creatividad de la selección natural implica la comprensión de su influencia, a través de la herencia, sobre el proceso de causalidad ascendente. Puesto en otros términos, la forma en que la selección natural puede ser creativa es mediante su influencia sobre los procesos futuros de causalidad ascendente iniciados por el DNA (es por esta razón por la que es necesario considerar al menos dos generaciones para entender su acción, a la vez que se necesita tener en cuenta una secuencia de numerosas generaciones interrelacionadas para entender la creatividad misma del proceso y ver de forma amplificada sus efectos —dado su carácter acumulativo: a mayor acumulación, mayor el efecto de canalización del DNA—; véanse las figuras 5 y 6). De esta forma, la causalidad descendente influye desde el mismo momento en que inicia el proceso de causalidad ascendente de la generación inmediatamente posterior (recordemos el ejemplo de Ayala o el del mismo Campbell), pero sus efectos acumulativos y creativos son más poderosos con la canalización producida durante un número considerablemente mayor de generaciones (llegando a la construcción, en tiempo evolutivo, de un órgano complejo como el ojo, por ejemplo; véase la figura 6). Así pues, podríamos concluir que la noción de causalidad descendente descansa en últimas sobre la misma y usual noción de causalidad ascendente, la cual se instancia a través de una secuencia suficientemente larga de eventos ligados de esta última.

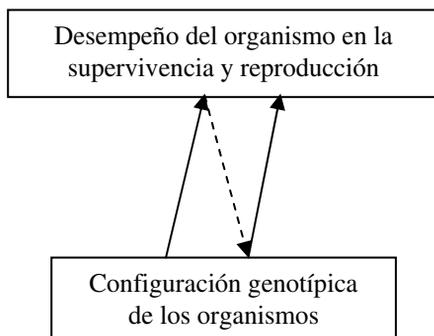


FIGURA 5. Una cierta configuración genotípica produce un fenotipo particular, el cual tiene un grado de aptitud específico que determinará la configuración y permanencia del genotipo que se hereda, el cual a su vez será el punto de partida para la construcción de un nuevo fenotipo.

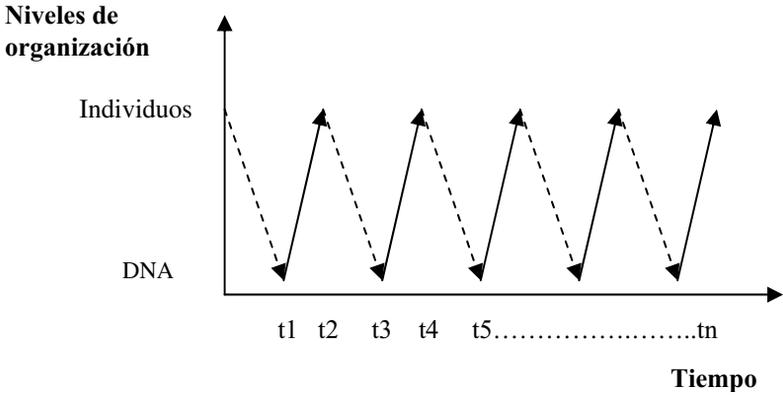


FIGURA 6. Cadena reproductiva de entidades individuales-organismos, a través de la herencia, durante varias generaciones. Las flechas continuas representan la construcción, dependiendo de la configuración genotípica en un momento t_x , de un fenotipo particular, en un proceso típico de causalidad ascendente. Las flechas discretas representan la incidencia que tiene la aptitud del organismo, en un momento t_y , en la configuración del DNA que construye el nuevo fenotipo. Esta flecha representa un proceso de causalidad descendente. Si se toman los dos conjuntos de flechas de la gráfica como un continuo causal (ver figura 7), se observa la influencia y canalización que produce un evento pasado, por ejemplo t_2 , sobre un evento posterior t_n .

De acuerdo con lo anterior se debe tener en cuenta que al proponer que la organización biológica se fundamenta en un proceso de causalidad descendente no se pretende proponer un nuevo concepto de causalidad, simplemente se amplía el concepto usual de causalidad mediante la comprensión del efecto que produce una larga sucesión de eventos que están históricamente vinculados (ver figura 7).

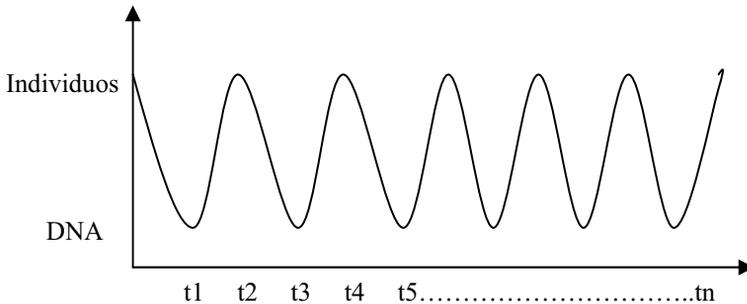


FIGURA 7. Continuo causal entre los niveles molecular y orgánico. Numerosas generaciones son tomadas como un instante.

IV. CONCLUSIÓN

A modo de conclusión sostenemos que la selección natural es un proceso de dos pasos: generación ciega (pero no isotrópica ni equiprobable) de variación y posterior selección (no aleatoria) de dicha variación, a través de la replicación diferencial (en esto concuerdan las dos visiones, negativa y positiva). También es posible defender que la selección negativa es, vista acumulativamente, de tipo positivo. Volviendo al argumento de Neander, si consideramos una secuencia aislada Azar/Selección no explicamos la conformación de las secuencias génicas que dan paso a las adaptaciones; por el contrario, si nos enfocamos en las múltiples relaciones y alteraciones de numerosas secuencias, canalizadas causalmente por la influencia descendente y a futuro que permite la herencia, podemos explicar cómo, en este estricto sentido, la selección natural incide en la generación de la forma y en la dirección evolutiva que ésta toma. La causalidad descendente explica exitosamente el tipo de causalidad operante en el proceso de selección natural, a la vez que captura la acción acumulativa y creativa de ésta última. Por esta razón, a nuestro modo de ver, es necesario incluir este tipo de causalidad en toda definición de selección natural que pretenda explicar el poder creativo que ella ostenta. La reforma del concepto de selección natural que proponemos se basa en incorporar la noción de causalidad descendente en el primero. Creemos que esta propuesta no sólo atiende a la intuición que Darwin tenía al respecto de la selección natural como fuerza creativa, sino que a la vez refuerza y avanza sobre los trabajos de autores postdarwinianos que han tratado el mismo tema.

Por otro lado, de ninguna manera hemos pretendido argumentar que la selección natural es el único factor que determina la dirección que toma la forma orgánica en su evolución. Existen otros factores de igual importancia en dicho fenómeno, tales como los constreñimientos del desarrollo o la auto-organización, entre otros. Estos factores evolutivos, junto a la selección natural, confluyen como una pluralidad de causas positivas que dan dirección a la evolución de la forma. Es tarea de la recién creada disciplina Evo-Devo: discriminar, en cada caso morfológico particular, cuándo la forma de un rasgo obedece más a un factor que a otro.

*Departamento de Filosofía
Universidad Nacional de Colombia
Cra. 30 # 45-03, Edificio 239
Bogotá DC, Colombia
E-mail: mmartinezb@unal.edu.co*

*Instituto Cavanilles de Biodiversidad
y Biología Evolutiva
Universidad de Valencia
Apartado 22085, E-46071, Valencia, España
E-mail: andres.moya@uv.es*

NOTAS

¹ Ver Darwin ([1859] 1998), especialmente capítulos 3 y 4. Allí se propone a la selección natural como el principal mecanismo de evolución.

² Para un tratamiento preliminar de los temas de esta sección y la siguiente, ver Martínez (2007).

³ Las traducciones de las citas originales en inglés son nuestras, salvo que se indique lo contrario.

⁴ Por ejemplo, Kirschner y Gerhart sostienen que “Hay límites sobre lo que puede hacer la selección natural. Debemos recordar que ésta actúa meramente como un filtro, preservando unas variantes y rechazando otras; la selección natural no crea la variación” [Kirschner y Gerhart (2005), p. 13]. West-Eberhard concuerda al respecto: “Investigación sobre selección y adaptación puede decirnos por qué un rasgo persistió y se difundió, pero no podrá decirnos de dónde viene ese rasgo” [West-Eberhard (2002), p. 197]. Saunders (1989) a su vez afirma: “La selección puede únicamente retener, difundir o remover variantes que están ya presentes en la población, ésta no puede, en sí misma, crear nuevas variantes [...] una teoría enfocada tan firmemente en fuerzas destructivas, más que en creativas, no puede más que estar seriamente incompleta”. De igual forma, Endler [(1986), p. 46] sostiene: “La selección natural no es una explicación para la adaptación, ésta solo explica por qué y cómo, relativamente, las mejores adaptaciones pueden incrementarse en frecuencia [...] La selección natural trata el problema de la difusión de nuevas variantes o nuevas adaptaciones, no su origen. Endler agradece a Sober haberle permitido leer el borrador de *The nature of selection* y se adhiere al enfoque de selección natural negativa expresado allí [Endler (1986), p. 46].

⁵ Ya Dobzhansky (1974) advertía sobre lo poco productivo y desorientador que puede resultar ver a la selección natural meramente como una fuerza negativa que actúa como un tamiz. Una opinión similar aparece en Moya y Latorre [(2004), pp.179 ss.].

⁶ Lewens [(2004), pp.34 ss] afirma que el modelo de Neander necesita de algunas suposiciones adicionales, las cuales, aun si se hacen explícitas, sólo permiten una aplicación restringida de éste.

⁷ Para un detallado examen de la selección natural y la causa probabilística ver Hodge, J. (1987). Ver también López Beltrán, C. (1993).

⁸ Ayala y Lewontin son los dos principales discípulos de Dobzhansky.

⁹ Esta cita y la siguiente se toman de la traducción del artículo que aparece en Ayala, F. Dobzhansky, T. (eds.) *Estudios sobre la filosofía de la biología*. Editorial Ariel 1983.

¹⁰ Nos parece pertinente anotar la innegable influencia que el artículo de Dobzhansky tiene sobre el artículo de Jacob. Este último reformula y adopta gran parte de las ideas expresadas por el primero. La principal diferencia (a la cual subyace no obstante un mismo punto que los dos quieren resaltar: la creatividad de la selección natural) es que Jacob no está conforme con equiparar el trabajo de la selección natural con el de un ingeniero, como lo hace Dobzhansky. Como vimos, más que como un ingeniero, la selección natural trabaja como el que hace bricolaje (*tinkerer*), según Jacob.

¹¹ De hecho, algunos de los principales argumentos actuales a favor de la emergencia biológica y de la causalidad descendente presente en este fenómeno, vienen de

la biología de sistemas complejos, de los estudios sobre autoorganización [Kauffman (1995); Emmeche *et al.* (2000); Moreno y Umerez (2000); Noble (2006)]. Es importante reconocer que los teóricos de los sistemas complejos, de la autoorganización y de la biología de sistemas, gracias a su concepción del individuo como sistema, aportan una visión del proceso del surgimiento de su diversidad (o al proceso de su permanencia) que incorpora elementos que desde otras perspectivas resultan difíciles de entender. Tales teorías postulan ciertos tipos de fuerza causal (como la causalidad histórica o la descendente) que restringen y dan dirección al tipo de condiciones iniciales de un sistema. Éstas actúan como factores creativos que tienen una influencia positiva dentro de la formación de los individuos. Ahora bien, creemos que es precisamente éste el aporte importante de dichas teorías en la comprensión del fenómeno viviente: facilitar un aparato conceptual poderoso y explicativo que permite capturar un tipo de acción causal real con capacidad creativa en la generación de la forma y complejidad biológicas (el cual coincide en amplia medida con la causalidad creativa de la selección darwiniana. El análisis de esta importante coincidencia entre selección natural y causalidad en sistemas complejos lo dejamos para otra oportunidad).

¹² El término ‘teleonómico’ es introducido por Ernst Mayr en 1961 y reformulado en 1974: “Un proceso teleonómico es aquel que debe la direccionalidad hacia un objetivo a la operación de un programa”. Para Mayr, cada programa particular es producto de la selección natural, ajustado o afinado constantemente por el grado de eficacia del punto final que se alcanza.

¹³ Una muy influyente investigación con respecto a los orígenes y evolución de la complejidad resulta ser la hecha por J. T. Bonner (1988).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABRANTES, P. (2007), ‘El programa de una epistemología evolucionista’, en Rosas, A. (ed.), *Filosofía, Darwinismo y Evolución*, Bogotá, Universidad Nacional, pp.121-179.
- ARIEW, A. (2003), ‘Natural Selection Doesn’t Work that Way: Jerry Fodor vs. Evolutionary Psychology on Gradualism and Saltationism’, *Mind & Language*, vol. XVIII/5, pp. 478-483.
- AYALA, F. (1970), ‘Teleological Explanations in Evolutionary Biology’, *Philosophy of Science*, vol. XXXVII, pp. 1-15.
- (1993) ‘Darwin’s Revolution’, en Campbell y Schopf (eds.), *Creative Evolution?!*, Boston, Jones and Bartlett.
- (1999), ‘Adaptation and Novelty: Teleological Explanations in Evolutionary Biology’, en *Hist. Phil. Life Sci.*, vol. XXI, pp. 3-33.
- BEDAU, M. ([2003] 2008), ‘Downward Causation and Autonomy in Weak Emergence’, en Bedau y Humphreys (eds.), *Emergence: Contemporary Readings in Philosophy and Science*. MIT Press, pp. 155-188.
- BICKHARD, M. (2000), ‘Emergence’, en Andersen, Emmeche, Finnemann, Christiansen (eds.), *Downward Causation*, Aarhus Dinamarca, University of Aarhus Press.
- BICKHARD, M. y CAMPBELL, D.T. (2003), ‘Variations in Variation and Selection: The Ubiquity of the Variation-and-Selective Retention Ratchet in Emergent Organizational Complexity’, *Foundations of Science*, vol. VIII/3, pp. 215-282.

- BONNER, J.T. (1988), *Evolution of Complexity by Means of Natural Selection*, Princeton, Princeton UP.
- CAMPBELL, D.T. (1974), 'Downward Causation in Hierarchically Organized Biological Systems', en Ayala y Dobzhansky (eds.), *Studies in The Philosophy of Biology*, Londres, MacMillan, pp. 179-186. Traducción al español en 1983: *Estudios sobre Filosofía de la Biología*. Barcelona, Editorial Ariel.
- DARWIN, C. ([1859] 1998), *The Origin of Species*, Kent, Wordsworth.
- DAWKINS, R. (1986), *The Blind Watchmaker*, London, Longmans.
- DOBZHANSKY, TH. (1974), 'Chance and Creativity in Evolution', en Ayala y Dobzhansky (eds.), *Studies in The Philosophy of Biology*, Londres, McMillan, pp. 307-338. Traducción al español en 1983: *Estudios sobre Filosofía de la Biología*. Barcelona, Editorial Ariel.
- DOOLITTLE, W.F. (1994), 'Evolutionary Creativity and Complex Adaptations: A Molecular Biologist's Perspective', en Campbell y Schopf (eds.), *Creative Evolution?!*, Boston, Jones and Bartlett, pp.47-73.
- EL-HANI, C. y EMMECHE, C. (2000), 'On Some Theoretical Grounds for an Organism-centered Biology: Property Emergence, Supervenience, and Downward Causation', *Theory in Bioscience*, vol. CXIX, pp. 234-275.
- EMMECHE, C. (2004), 'A-life, Organism, and Body: the semiotics of emergent levels', en Bedau, Husbands, Kumar y Suzuki (eds.), *Workshop and Tutorial Proceedings. Ninth International Conference on the Simulation and Synthesis of Living Systems (Alife IX)*, Boston Massachusetts, September 12th, 2004.
- EMMECHE, C. et al. (2000), 'Levels, Emergence, and Three Versions of Downward Causation', en Andersen, Emmeche, Finnemann, Christiansen (eds.), *Downward Causation*, Aarhus, Dinamarca, University of Aarhus Press.
- ENDLER, J. (1986), *Natural Selection in the Wild*, Princeton, Princeton UP.
- FORBER, P. (2005), 'On the explanatory roles of natural selection', *Biology & Philosophy*, vol XX, pp. 329-342.
- GOULD, S.J. (1999), 'Darwin and Paley Meet the Invisible Hand', *Natural History*, vol. IC, pp. 8-16.
- (2002), *The Structure of Evolutionary Theory*, Cambridge MA, Harvard U.P.
- HODGE, M.J.S. (1987) 'Natural Selection as a Causal, Empirical, and Probabilistic Theory', en Kruger, Gingerenzer y Morgan (eds.), *The Probabilistic Revolution*, Cambridge MA, MIT Press, pp. 233-270.
- JACOB, F. (1977) 'Evolution and Tinkering', *Science*, vol. CXCVI/4295, pp. 1161-1166. Traducción al español en 2007: *El desván de la Evolución*, Moya y Peretó (eds.). Valencia, Editorial Universidad de Valencia.
- KAUFFMAN, S. (1995), *At Home in the Universe*. Oxford, Oxford UP.
- KIM, J. (1992), 'Downward Causation' en Emergentism and Nonreductive Physicalism', en Beckermann, Flohr y Kim (eds.) *Emergence or Reduction? -Prospects for Nonreductive Physicalism*, Berlín, de Gruyter, pp. 119-138.
- (2000), Making Sense of Downward Causation, en Andersen, Emmeche, Finnemann, Christiansen (eds.), *Downward Causation*, Aarhus, Dinamarca, University of Aarhus Press, pp. 305-321.
- KIM, K. (2001), Nested Hierarchies of Vicarious Selectors, en Heyes y Hull (eds.), *Selection theory and social construction*, Albany, SUNY Press, 2001, pp.101- 118.

- KIRSCHNER, M. y GERHART J. (2005), *The Plausibility of Life: Resolving Darwin's Dilemma*, Yale UP.
- LALAND, K.N., OGDLEN-SMEE, J. & GILBERT, S. (2008), 'EvoDevo and Niche-construction: Building Bridges', *Journal of Experimental Biology* (Mol Dev Evol), 310B, pp. 1-18.
- LEWENS, T. (2004), *Organisms and Artifacts*, Cambridge MA, MIT Press.
- LÓPEZ BELTRÁN, C. (1993), "El gen como factor causal probabilístico en la teoría de la selección natural", *Crítica* 25 (75), pp. 31-53.
- MARTÍNEZ, M. (2007), 'La selección natural y su papel causal en la generación de la forma', en Rosas, A. (ed.), *Filosofía, Darwinismo y Evolución*, Bogotá: Universidad Nacional, pp. 19-35.
- MATTHEW, M. (1999), 'Evolution, Wisconsin Style: Selection and Explanation of Individual Traits', *British Journal for the Philosophy of Science*, vol. L, pp. 143-150.
- (2002), 'Origins are not Essences in Evolutionary Systematics', *Canadian Journal of Philosophy*, vol. XXXII, pp. 167-182.
- (2003), 'Is Sex Really Necessary? And Other Questions for Lewens', *British Journal for the Philosophy of Science*, vol. LIV, pp. 297-308.
- MAYR, E. (1961), 'Cause and Effect in Biology', *Science*, vol. CXXXIV/3489, pp. 1501-1506.
- (1974), 'Teleological and Teleonomic, a New Analysis', *Boston Studies in the Philosophy of Science*, vol. XIV.
- MORENO, A. y UMEREZ, J. (2000), "Downward Causation at the Core of Living Organization", en Andersen, Emmeche, Finnemann, Christiansen (eds.), *Downward Causation*, Aarhus, Dinamarca, University of Aarhus Press.
- MOYA, A. y LATORRE A. (2004), 'Las concepciones internalista y externalista de la evolución biológica', *Ludus Vitalis* vol. XII/21, pp. 179-96.
- MURPHY, N. (2001), 'The Problem of Mental Causation', Winstanley Lecture, Trinity College London, <http://www.st-edmunds.cam.ac.uk/faraday/CIS/murphy/index.html>.
- MÜLLER, G. B. (2003), 'Homology: The Evolution of Morphological Organization', en *Origination of Organismal Form; Beyond the Gene in Developmental And Evolutionary Biology*, Cambridge MA, MIT Press.
- NANAY, B. (2005), 'Can cumulative selection explain adaptation?', *Philosophy of Science*, vol. LXXII/5.
- NEANDER, K. (1988), 'What Does Natural Selection Explain? Correction to Sober,' *Philosophy of Science*, vol. LV/3, pp. 422-426.
- (1995a), 'Pruning the Tree of Life', *Brit. J. Phil. Sci.*, vol. XLVI/1, pp. 59-80.
- (1995b), 'Explaining Complex Adaptations', *Brit. J. Phil. Sci.*, vol. XLVI/4, pp. 583-87.
- NEWMAN, S. (2003), 'Hierarchy', en Hall, B. y Olson, W. (eds), *Keywords and Concepts in Evolutionary Developmental Biology*. Cambridge MA, Harvard UP, pp. 169-174.
- NOBLE, D. (2006), *The Music of Life. Biology Beyond Genes*, Oxford, Oxford UP.
- OHNO, S. (1970), *Evolution by Gene Duplication*, Berlín, Springer Verlag.
- PALEY, W. ([1802] 1836), *Natural Theology*, Londres, Charles Knight.
- POPPER, K. ([1978] 1997), 'La selección natural y el surgimiento de la mente', en Martínez, S. y Olivé, L. (eds.), *Epistemología evolucionista*, México, Paidós/UNAM.
- PUST, J. (2004), 'Natural Selection and the Traits of Individual Organisms', *Biology & Philosophy*, vol. XIX, pp. 765-79.

- SAUNDERS, P.T. (1989), 'The Evolution of Form and Pattern', *Leonardo*, vol. XXII/1, pp. 33-38.
- SOBER, E. ([1984] 1993), *The Nature of Selection*, Chicago, Ill., Chicago UP.
- VRBA, E. y ELDREDGE, J. (1984), 'Individuals, Hierarchies and Processes: Towards a More Complete Evolutionary Theory', *Paleobiology*, vol. X/2, pp. 146-171.
- WALSH, D. (1988), 'The Scope of Selection: Sober and Neander On What Natural Selection Explains', *Australasian Journal of Philosophy* LXXVI, pp. 250-264.
- SOTO, A.M. y SONNENSCHNEIN, C. (2004), 'Emergentism as a Default: Cancer as a Problem of Tissue Organization', *J. Biosci.*, vol. XXX/1, pp. 103-118.
- SOTO, A.M., SONNENSCHNEIN, C. y MIQUEL, P. (2008), 'On Physicalism and Downward Causation in Development and Cancer Biology', *Acta Biotheoretica*, vol. LVI/4, pp. 257-274.
- WEST-EBERHARD, M.J. (2003), *Developmental Plasticity and Evolution*, Oxford, Oxford University Press.
- WIMSATT, W. (1986), 'Developmental Constraints, Generative Entrenchment, and the Innate-Acquired Distinction', en Bechtel, W. (ed.), *Integrating Scientific Disciplines*. Dordrecht, Martinus Nijhoff Publishers.
- WIMSATT, W. y SCHANK, J. (1988), 'Two Constraints on the Evolution of Complex Adaptations and the Means for their Avoidance', en Nitecki M. (ed.) *Evolutionary Progress*, Chicago UP.