



¿Son los genetistas de poblaciones inductivistas estrechos?

Ariel Jonathan ROFFÉ

Santiago GINNOBILI



RESUMEN

Es una opinión extendida que la teoría de la selección natural, tal como fue formulada originalmente por Darwin de manera “cualitativa”, ha sido reemplazada por una versión cuantitativa superior, brindada por la genética de poblaciones. En este artículo se discute contra esa tesis, sosteniendo en cambio que ambas teorías son complementarias, no sucesivas. Para ello, se introduce una línea de argumentación novedosa, que toma su inspiración en la crítica al “inductivismo estrecho” de Hempel. Se sostiene que los genetistas de poblaciones serían incapaces de aplicar exitosamente su teoría sin hipótesis “ecológicas” preconcebidas, provenientes de la teoría darwiniana, que permitan particionar a la población en rasgos selectivamente relevantes. Se enfatiza además que la falla en notar este punto se debe a una mala comprensión de la estructura de la teoría darwiniana y de su ley o principio fundamental. A la luz de una mejor reconstrucción de dicho principio, se reexamina en mayor detalle la relación existente entre ambas teorías.

PALABRAS-CLAVE • Selección natural. Genética de poblaciones. Inductivismo estrecho. Darwin. *Fitness* ecológico.

INTRODUCCIÓN

Algunos autores consideran que la teoría de la selección natural (TSN), tal como fue presentada por Darwin, a la cual suele caracterizarse como “cualitativa”, quedó “reducida” – en algún sentido no técnico – a una serie de parámetros cuantitativos de la genética de poblaciones (GP): los coeficientes de selección. Es decir, la TSN darwiniana ya no formaría parte de la biología actual, habiendo sido superada o reemplazada por la versión cuantitativa superior que ofrece la GP. Por ejemplo, el historiador de la biología Jean Gayon afirma que: “[Con el advenimiento de la GP] la selección natural no es más un principio fundamental sino un parámetro que mide una de las tantas fuerzas de cambio” (Gayon, 1998). Mientras que el biólogo Richard Lewontin define a la selección del modo tratado por la GP, y sostiene que sus creadores son los padres de ésta:

por selección individual me refiero a la fuerza que actúa sobre la composición genética de una población, que surge por las diferencias en la mortalidad y la fertilidad diferencial de diferentes genotipos (...). La teoría de la selección individual fue creada para un único *locus* por Fisher, Haldane, y Wright, y fue modificada luego para tener en cuenta la selección dependiente de la frecuencia (Lewontin, 1970, p. 7-8).

También suele decirse que el concepto de *fitness*, introducido por Darwin como una metáfora inexacta, recibiría un tratamiento cuantitativo en la genética de poblaciones (cf. Ariew & Lewontin, 2004).

El objetivo general de este artículo es discutir contra esta tesis. Ha sido sostenido que la GP por sí misma no es lo suficientemente explicativa (cf. Ginnobili, 2010b; Glymour, 1999; Rosenberg, 1994, p. 110-1). La teoría de la selección natural, que sería una teoría diferente e independiente de la GP, sería necesaria en este sentido, para completar las explicaciones dadas desde la GP. En este trabajo defenderemos una tesis todavía más fuerte. Sostendremos no sólo que la TSN completa las explicaciones de la GP, sino también que la aplicación misma de la GP requiere de la TSN en un sentido que desarrollaremos más adelante. Sin la TSN, la GP sería inaplicable.

La estructura del trabajo es la siguiente. En la primera sección, se expone en qué consiste la TSN. Si bien no existe un acuerdo respecto a la estructura y naturaleza de tal teoría, aquello en lo que los autores acuerdan – el hecho de que en la TSN se brindan las condiciones ecológicas por las que ciertos organismos incrementan su éxito reproductivo – alcanzará para nuestro propósito. Se presentará en consecuencia una versión esbozada de la teoría que alcance a nuestros propósitos. En la segunda sección, se precisa el modo como la selección natural es tratada desde la GP, poniendo énfasis en cómo los coeficientes de selección son operacionalizados, y se muestra por qué se ha sostenido que las explicaciones de la GP se encuentran incompletas sin la TSN. En la tercera sección, se presenta la objeción original y más fuerte a la tesis discutida, basada no sólo en que las explicaciones de la GP por sí solas se encuentran incompletas, sino además en que conllevan como precondition la formulación de una hipótesis “ecológica” (en un sentido a aclarar) que conecte a los rasgos con el *fitness*. La sección cuarta examina más detalladamente la estructura de las explicaciones seleccionistas, y con ello se clarifica la relación existente entre la TSN y la GP. Finalmente, se presentan algunas conclusiones.

I LA TEORÍA DE LA SELECCIÓN NATURAL DARWINIANA

En esta sección presentaremos a la TSN señalando sus componentes centrales. Existe mucha discusión acerca de la naturaleza y estructura de dicha teoría. Se la presentará

aquí de un modo general, con independencia de estas discusiones, pues ello bastará a nuestros fines. Esta teoría fue propuesta por Darwin para exponer el proceso por el cual los organismos adquieren adaptaciones al ambiente. Si bien dicho proceso apela a historias adaptativas, que pueden incluir el paso de muchísimas generaciones, existe un relativo acuerdo en que la ley fundamental de la TSN – el a veces llamado “principio de selección natural” (PSN) – establece que diferencias en la posesión de ciertas características son las responsables de que ciertos organismos tengan un mayor éxito reproductivo que otros, es decir, que incrementen su representación en generaciones futuras. En este sentido, lo que la TSN pretende explicar (su *explanandum*) es por qué ciertos organismos tienen un mayor éxito reproductivos que otros. Por medio de la iteración de este principio, actuando generación tras generación, es que puede brindarse una historia de la adquisición de un rasgo adaptado (véase Ginnobili 2014 para una presentación más pormenorizada de este punto).

También existe un relativo acuerdo en llamar “*fitness* ecológico” al concepto que permitiría explicar las diferencias en el éxito reproductivo, por lo que puede presentarse al PSN, esquemáticamente, con la siguiente forma:¹

- (1) Los organismos que poseen un mayor *fitness* ecológico, tienen un mayor éxito reproductivo.

Por otra parte, existe un acuerdo en que la determinación del *fitness* ecológico puede llevarse adelante no sólo a través de la determinación del éxito reproductivo, sino por un análisis de las condiciones ecológicas o fisiológicas relevantes. El modo metateórico en el cuál se da cuenta de la relación entre estas condiciones y las diferencias de *fitness* varía de autor en autor: algunos apelan a la superveniencia (cf. Rosenberg, 1978; Sober, 1993, p. 48), otros a la interpretación del *fitness* como propensión (cf. Brandon, 1978), mientras que otros a las nociones de especialización y especificación del estructuralismo metateórico (cf. Ginnobili, 2010a, 2016). De cualquier modo que se lo piense, el punto relevante es que la riqueza explicativa de la teoría tiene que ver, justamente, con especificar no sólo que ciertos organismos tienen un mayor éxito reproductivo que otros, sino con la determinación de cuáles son los rasgos que producen estas diferencias y por qué lo hacen.

Pueden citarse como ejemplares paradigmáticos de aplicaciones de la teoría a la explicación del largo cuello de las jirafas, dada por el mismo (Darwin, 1872b, p. 177), al caso de las polillas *biston betularia* (cf. Kettlewell, 1955, 1956), y más actualmente, al caso de la adquisición de resistencia del virus de HIV al 3TC (cf. Schuurman *et al.*, 1995); todos tienen en común que señalan las “causas” de las diferencias en el éxito reproductivo entre diversos tipos de organismos en una población.

¹ Más adelante discutiremos más pormenorizadamente la estructura de PSN.

En el caso de las jirafas, la explicación darwiniana incluye los siguientes componentes:

Las jirafas con cuellos más largos pueden alimentarse mejor que las de cuellos más cortos en un ambiente en el que las hojas de las acacias se encuentran a gran altura; de ese modo, *las de cuellos más largos tienden a sobrevivir más y, por tanto, a tener un mayor éxito reproductivo diferencial que las de cuellos más cortos* [PSN]. El proceso se itera a lo largo de muchas generaciones, de modo que la población completa de jirafas adquiere cuellos largos.

La explicación del cambio de patrones de coloración en las polillas sería como sigue:

Las polillas de la especie *Biston betularia* con patrones de coloración más oscuros en sus alas pueden camuflarse mejor que las de patrones claros a los ojos de sus predadores, en un ambiente en el que la polución industrial mató a los líquenes y los pájaros las cazan por medio del sentido de la vista. De ese modo, *las que tienen patrones oscuros tienden a sobrevivir más y, por tanto, a tener un mayor éxito reproductivo diferencial que las de cuellos más cortos* [PSN]. El proceso se itera a lo largo de varias generaciones hasta que la población de polillas completa adquiere patrones de coloración oscuros en sus alas

Finalmente, la explicación de la adquisición de resistencia del virus de HIV al 3TC, sería como sigue:

En el cuerpo de los pacientes con SIDA hay dos cepas distintas de HIV, una que discrimina entre C (citosina) y 3TC (molécula similar al nucleótido citosina que inhibe la reproducción del HIV) y otra que no. La capacidad de discriminar entre C y 3TC es heredable a la descendencia. *El HIV que discrimina entre C y 3TC se reproduce más rápido mejorando su éxito reproductivo mientras que las cepas con 3TC en lugar de C no pueden autoreplicarse* [PSN]. En consecuencia, la proporción de la cepa resistente del virus llega al 100% en individuos tratados con 3TC y se mantiene mínima en individuos no tratados.

Es importante a los fines de este trabajo señalar que, en los tres casos, resulta una parte esencial a la explicación la apelación al rasgo que, por desarrollar una actividad de manera más adecuada (mimetizarse, alcanzar a las ramas más altas de los árboles, discriminar entre C y 3TC) que otras versiones del mismo rasgo, se esparce en una población al incrementar el éxito reproductivo de sus portadores.

2 LA SELECCIÓN NATURAL EN LA GENÉTICA DE POBLACIONES

Para introducir el modo como la GP trata a la selección natural es necesario decir algo más general acerca de la estructura de sus explicaciones.² Una de las grandes ideas que tuvieron los genetistas de poblaciones es que es posible tratar a las transiciones biológicas a nivel poblacional – por ejemplo, la que va de la infancia a la madurez reproductiva, o de ésta a la infancia de la generación siguiente – como procesos de muestreo (cf. Beatty, 1984; Gillespie, 1998; Ridley, 2004). En el primer caso, la población estadística consistiría en el conjunto de los individuos de la población biológica al nacer, en el inicio de una generación, mientras que la muestra consistiría en el subconjunto de estos individuos que logran alcanzar la madurez reproductiva. En el segundo, suele decirse que entre los numerosos (idealmente, infinitos) gametos producidos por los miembros adultos de la población (la población estadística), sólo una muestra que consiste en pares de ellos formará los genotipos de los miembros de la generación siguiente. Las explicaciones de la GP tienen entonces, gráficamente, la siguiente estructura:



El tratamiento por parte de la GP de la selección natural puede ilustrarse sencillamente con la selección por supervivencia (uno de los tipos de selección posibles). La mayor tendencia de un tipo de individuo a sobrevivir a la adultez puede representarse en este marco por medio de la introducción de coeficientes probabilísticos (de supervivencia) que afecten de diferente modo a los diferentes genotipos en el primer proceso de muestreo.

Por ejemplo, considérese una población diploide para la cual, en un *locus* determinado existen dos alelos A y a . Supóngase además que las probabilidades de supervivencia a la adultez para cada uno de los genotipos son w_1 , w_2 , y w_3 , para AA , Aa y aa respectivamente (estos coeficientes son llamados a veces los “coeficientes de *fitness*”, o sencillamente *fitness*, de cada genotipo). Por tanto, si al inicio de la generación las frecuencias de los genotipos eran p^2 , $2pq$ y q^2 para aquellos tres, entonces el valor esperado para las frecuencias adultas equivaldrá $p^2 w_1 / \bar{w}$, $2pq w_2 / \bar{w}$ y $q^2 w_3 / \bar{w}$. El denominador $\bar{w} = p^2 w_1 + 2pq w_2 + q^2 w_3$, llamado a veces el “*fitness* promedio” de la población (dado que el nuevo tamaño poblacional $N^* = N\bar{w}$), es introducido para que las nuevas frecuencias sumen a uno (por una operación semejante a ajustarlas al nuevo tamaño poblacional).

² Ofreceremos aquí una presentación resumida de la genética de poblaciones. Para una presentación más detallada puede verse Roffé, 2016; Crow & Kimura, 1970; Gillespie, 1998; Hartl & Clark, 2007; Ridley 2004.

Las nuevas frecuencias de alelos en la adultez de la generación parental, llámen-se p^* y q^* (para diferenciarlas de p' y q' que son las frecuencias de alelos en la niñez de la generación filial) pueden ser calculadas a partir de las de genotipos del siguiente modo (dado que la frecuencia del alelo A es igual a la frecuencia de los homocigotos AA + $1/2$ frecuencia de los heterocigotos Aa):

$$p^* = \frac{p^2 w_1 + \frac{1}{2} 2pqw_2}{\bar{w}}, \text{ y } q^* = 1 - p^*.$$

Si el segundo proceso de muestreo prosigue asumiendo que no hay mutación, que la reproducción es azarosa etc., entonces las frecuencias de genotipos observadas en la generación filial serán $p^{*2} : 2p^*q^* : q^{*2}$.

Estas ecuaciones suelen a veces ser presentadas de otro modo, para expresar las diferencias de *fitness* en términos relativos. Para ver ello, cabe notar que, si se multiplica a cada uno de los coeficientes de *fitness* por una misma constante d , ello no altera el resultado de las frecuencias de alelos para los adultos. Para ver esto, supóngase ahora que los coeficientes de *fitness* son dw_1 , dw_2 , y dw_3 . En tal caso, la ecuación recién expuesta se expresa como:

$$p^* = \frac{p^2 dw_1 + \frac{1}{2} 2pqdw_2}{p^2 dw_1 + 2pqdw_2 + q^2 dw_3}.$$

Sacando factor común d en el numerador y en el denominador se obtiene:

$$p^* = \frac{d(p^2 w_1 + \frac{1}{2} 2pqw_2)}{d(p^2 w_1 + 2pqw_2 + q^2 w_3)},$$

las cuales se cancelan, obteniéndose la misma ecuación que antes. Por este motivo, lo que suele hacerse es multiplicar a cada coeficiente de *fitness* por $1/w_1$, donde w_1 es el mayor de los tres coeficientes de *fitness*. Por ejemplo, si se supone que $w_1 > w_2 > w_3$, entonces el coeficiente que multiplica a p^2 se reduce a $w_1/w_1 = 1$, mientras que a w_2/w_1 y w_3/w_1 se los suele notar como $(1 - s_2)$ y $(1 - s_3)$. A estos valores se los suele llamar de “*fitness* relativo”, ya que s_2 y s_3 , los llamados “coeficientes de selección”, expresan la desventaja relativa de un genotipo sobre otro (por ejemplo, $s_2 = 0,2$ significaría que a los Aa sobreviven un 20% menos de lo que sobreviven los AA). Con esta terminología la ecuación para la variación de las frecuencias de alelos en la adultez se transformaría en:

$$p^* = \frac{p^2 + pq(1-s_2)}{p^2 + 2pq(1-s_2) + q^2(1-s_3)}$$

Una pregunta relevante aquí es cómo pueden operacionalizarse los parámetros de esta ecuación, particularmente los coeficientes de selección. Existen dos grandes modos de hacerlo, que llamaremos “teórico” y “no teórico”.³

El modo teórico puede ilustrarse más sencillamente en casos específicos, por ejemplo, cuando A es completamente dominante sobre a , el cual otorga una desventaja selectiva de s a los homocigotos aa , la ecuación de arriba se simplifica a:

$$p^* = \frac{p}{1-sq^2}$$

(para una derivación de este resultado, véase Ridley, 2004, p. 104-6). Reordenando los factores de esta ecuación y despejando s , se obtiene:

$$s = \frac{p^* - p}{p^* q^2}.$$

De ese modo, si se conocen de antemano los cambios en las frecuencias de los alelos en una generación dada (y bajo la asunción de que la selección es el único factor evolutivo operante), puede estimarse el coeficiente de selección para el homocigoto recesivo aa .

Los modos no-teóricos posibles de efectuar estas determinaciones son variados y complejos, especialmente en poblaciones salvajes. Un modo sencillo de ilustrarlos es por medio del estudio de un caso paradigmático, como lo son los estudios de Bernard Kettlewell (1955, 1956) sobre las polillas moteadas en Inglaterra. Para un estudio más comprensivo sobre el tema, puede verse Endler (1986).

Recuérdese que los coeficientes w_i (o s_i , para los valores relativos de *fitness*) podrían representar probabilidades, para un genotipo determinado, de supervivencia a la madurez reproductiva. La pregunta es, entonces, cómo estimar o determinar estas probabilidades. Para ello, Kettlewell realizó una serie de experimentos, denominados comúnmente de “marcar-recapturar”. Ellos contienen dos etapas. En primer lugar, se toma una muestra suficientemente grande de la población salvaje, y se “marca” a sus individuos (por ejemplo, con un punto de color en la parte inferior del cuerpo), liberándolos nuevamente posteriormente. Una vez liberados, se deja pasar una can-

³ Teórico no debe entenderse aquí en el sentido de la distinción teórico-observacional, sino en el sentido utilizado por los estructuralistas metateóricos (esto es dependiente de las leyes de la propia teoría; véase Balzer; Moulines & Sneed, 1987).

tividad determinada de tiempo (lo suficientemente grande como para que factores relacionados con la supervivencia tengan tiempo para operar, pero no tanto como para que dicha generación haya pasado). La segunda etapa consiste en la toma de una nueva muestra. Las diferencias en la supervivencia de ambos tipos de organismos pueden ser estimados a partir de las diferencias en las proporciones de individuos marcados en la muestra original y en la muestra recapturada.

En el caso de Kettlewell (1955), dicho tipo de experimento tomó la siguiente forma. Eligió, en primer lugar, una porción claramente delimitada (por accidentes naturales) de un bosque, la cual estaba severamente afectada por la contaminación, es decir, una en la que los líquenes no se hallaban presentes. En este bosque había una proporción 1:10 de azaleas (tronco claro con manchas oscuras, proveyendo camuflaje a ambos tipos de polillas) a robles (tronco oscuro, camuflando sólo a las oscuras) – lo cual era representativo de las proporciones del bosque en general –, así como cinco especies distintas de pájaros. Dispuso además trampas, de dos tipos, en los alrededores del bosque.

La muestra original contenía 584 polillas macho, de las cuales 447 eran oscuras (las oscuras eran ya dominantes en esa porción del bosque)⁴ y 137 claras. La marca fue hecha en la forma de un punto, con pintura de celulosa, bajo las alas, de manera tal que no fuese visible al estar las polillas descansando sobre los troncos. Fueron luego liberadas en un período de 10 días, siempre al amanecer – tras lo cual ocuparon sus posiciones para descansar durante el día (las polillas de esta especie están activas sólo durante la noche) – y en distintos puntos del bosque. En el día 11, el número de polillas que había sido capturado era de 770, de las cuales 141 eran recapturas (123 oscuras y 18 claras). El dato relevante no son los números absolutos de recapturas, sino los porcentajes: el 27,5% de las polillas oscuras fue recapturada, mientras que sólo el 13,13% de las claras lo fue (en ambos tipos de trampas con prácticamente idénticas frecuencias, lo cual muestra el carácter azaroso de las capturas). En términos de valores de *fitness* relativo, esto arrojaría un valor de 1 para las oscuras (corresponde tanto a los homocigotos mutantes como a los heterocigotos, ya que el alelo para la coloración oscura es completamente dominante), y 0,48 para las claras.⁵

Como puede apreciarse, la GP estudia a la selección natural como un fenómeno mucho más restringido que el descripto para la TSN. En principio parece no tener en cuenta las condiciones “ecológicas” que causan los cambios en las frecuencias de ale-

⁴ Las oscuras venían en realidad en dos variedades distintas, *carbonaria* e *insularia*, las cuales poseían diferentes mutaciones que las volvían oscuras: en las primeras por un alelo completamente dominante, en las segundas sólo parcialmente dominante, con lo cual las primeras tendían a ser algo más oscuras que las segundas. Para simplificar, estamos considerando sólo los datos concernientes a la variedad *carbonaria*.

⁵ Al año siguiente, Kettlewell (1956) realizó el mismo tipo de experimento en un bosque distinto, no contaminado, obteniendo un *fitness* relativo para oscuras y claras de 0,5 y 1 (prácticamente los valores inversos a los obtenidos en el bosque contaminado). Es decir, tanto en ambientes polutos como impolutos, las polillas mejor camufladas tenían aproximadamente el doble de probabilidad de sobrevivir a un plazo de 10 días que las peor camufladas.

los y genotipos. Es decir, ni las determinaciones teóricas, ni este tipo de experimentos miden de ninguna manera la habilidad relativa de las polillas para camuflarse; de hecho, podría haber sido el caso que ese no fuera el factor selectivo decisivo, aunque los experimentos hubiesen arrojado los mismos resultados. En cambio, la GP basa sus conclusiones en estudios de tipo estadístico/frecuenciales – por ejemplo, acerca de las diferencias en la supervivencia de los diversos tipos – (en el caso no-teórico), o en aplicaciones de la misma teoría a los resultados de la reproducción diferencial en el pasado (en el caso teórico). En ese sentido, suele decirse que la GP por sí sola es insuficiente explicativamente. Sin algún tipo de añadido “ecológico” que la complemente, la GP no logra dar cuenta de las causas últimas de los cambios en las frecuencias que describe (cf. Ginnobili, 2010b, 2016; Glymour, 2006; Rosenberg, 1994, p. 110-1). En el caso considerado arriba, la incompletitud residiría en que no se establece *por qué* aquellos que sobrevivieron más en el pasado (o lo hacen en el presente) lo hicieron. Ésta es una pregunta que suelen hacerse los biólogos, y su respuesta constituye una parte esencial en una explicación más completa del fenómeno selectivo en cuestión (tal como lo era en las explicaciones darwinianas, mencionadas en la sección 1). Por ejemplo, luego de describir los experimentos marcar-recapturar de Kettlewell, Ridley (2004, p. 111-2) se pregunta por el “factor selectivo” que está operando, concluyendo que “la predación por pájaros fue probablemente influyente”. De hecho, el propio Kettlewell realizó, tal como se relata en los artículos mencionados (1955, 1956), otros tipos de experimentos, en donde intentó establecer que tales diferencias en la supervivencia realmente se debían a la predación de los pájaros.

Creemos, sin embargo, que se puede sostener un punto todavía más fuerte. Pues, como veremos en la próxima sección, hay razones para sostener no sólo que la GP por sí misma no es lo suficientemente explicativa, sino, además, que es inaplicable.

3 LA INAPLICABILIDAD DE LA GP (AISLADA)

En esta sección se presenta una objeción más fuerte que la de la sección anterior a la idea de que la GP reemplazó completamente a la TSN darwiniana, sobre la base de que, por sí sola, la GP no puede aplicarse. Pues, como defenderemos, sin los estudios ecológicos característicos de la TSN, la GP es incapaz de particionar a la población según un rasgo selectivamente relevante.

Con este fin, es útil traer a cuenta a algunos de los argumentos de Hempel (1966) en contra de lo que caracterizaba como “inductivismo estrecho”. El inductivismo estrecho es la posición que afirma que la ciencia opera de la siguiente manera: primero, se registra una gran cantidad de hechos, sin ningún tipo de selección previa o hipótesis *a priori* acerca de su relevancia; luego, se los compara, analiza y clasifica, nuevamente,

sin hipótesis preconcebidas; tercero, a partir de éstas, se extraen generalizaciones y leyes acerca de tales hechos, que serían empleadas luego en la investigación posterior. Hempel realiza varias críticas a esta supuesta metodología. La primera crítica consiste en señalar que una investigación de este tipo no pasaría nunca del primer estadio, degenerando en una recolección indiscriminada e interminable de hechos inconexos y poco relevantes, careciendo además totalmente de objetivo y dirección. Pues, los datos que habría que considerar son los relevantes, pero la relevancia de los datos para estudiar el fenómeno en cuestión no puede establecerse sin ninguna hipótesis preconcebida. Para nuestros objetivos, resulta relevante la crítica que Hempel esgrime contra la segunda etapa del método del inductivista estrecho, es decir, la idea de que es posible clasificar los objetos del fenómeno bajo estudio sin tener ninguna hipótesis preconcebida. Hempel señala, razonablemente, que los criterios de clasificación, y en consecuencia las posibles clasificaciones – igualmente relevantes *a priori*, si no se tiene ningún criterio de relevancia establecido por una hipótesis previa – son virtualmente infinitos (cf. Hempel, 1966, p. 162-3).

Estas críticas de Hempel vienen a cuento, porque es posible trazar una analogía entre el inductivismo estrecho y la concepción metateórica de que la GP puede funcionar de manera independiente de una teoría que establezca hipótesis ecológicas respecto a las “causas” de las diferencias en la reproducción diferencial (es decir, sin la TSN). Esta concepción se encuentra presupuesta implícitamente en (o es una consecuencia de) la consideración de que la TSN fue reemplazada por la GP. Nuestro argumento contra quienes conciben a los genetistas de poblaciones como operando de manera “estrecha” es similar. Sin una hipótesis ecológica previa respecto a las causas de las presiones selectivas, no podría ni siquiera encararse la cuestión de la clasificación de la población según los rasgos relevantes, que permita en un paso subsiguiente descubrir por medio de los métodos estadísticos/probabilísticos brindados por la GP, vínculos entre la posesión de rasgos específicos y el éxito en la reproducción diferencial. Pues, los organismos son descomponibles en rasgos de innumerables maneras (y tienen un número muy alto de genes, en el orden de las decenas o centenas de miles). En consecuencia, hay infinitas (o un número extremadamente alto de) maneras de particionar a una población en tipos.

Por otra parte, de las correlaciones descubiertas entre ciertos rasgos y diferencias en el éxito reproductivo, que, dada la gran cantidad de formas de particionar un organismo en rasgos, serán otra vez en número elevadísimo, muchas serán espurias y no reflejarán cambios debidos a presiones selectivas. Por estas dos razones, el genetista de poblaciones que quiera enfrentarse a una población sin ninguna otra herramienta que las estadísticas brindadas por la GP, y sin ninguna hipótesis ecológica previa acerca de los modos como los rasgos y habilidades de los organismos se conectan con diferencias en la supervivencia, fertilidad etc. tendrá poquísimas chances de tener éxito en su tarea.

Quizás podría objetarse lo siguiente. En la práctica puede partirse de un rasgo arbitrario, o de alguno que llama la atención del biólogo, por ejemplo, el color de alas de las polillas (el cual es especialmente notable a nuestros ojos, mucho más que otros posibles rasgos, como el largo de las antenas). Cuando se elija un rasgo que no se encuentre realmente bajo una presión selectiva, los “coeficientes de selección” estimados teórica o no teóricamente fluctuarán de manera caótica a lo largo de sucesivas generaciones. Es decir, en este sentido, podría parecer que con mera estadística sería capaz de detectar que algunos cambios en las frecuencias de rasgos no se deben a presiones selectivas, sino al azar. Del mismo modo, si la población es grande, está relativamente aislada, y se sabe que los coeficientes de mutación son bajos, entonces puede atribuirse cierto cambio a la selección natural, e incluso determinarse la magnitud de los coeficientes (por ejemplo, del modo teórico). Es decir, según este objetor, sería posible detectar cuándo el rasgo elegido no está siendo seleccionado utilizando sólo las herramientas que brinda la GP (considerando muchas generaciones, observando poblaciones grandes etc.).

Nuestra respuesta a esta objeción es doble. Por un lado, cabe notar que la cuestión de la operacionalización teórica de los coeficientes de selección no es tan sencilla como se dio a entender anteriormente. Por ejemplo, Denniston y Crow (1990) señalan que todo cambio en una frecuencia de alelos, para modelos de uno o dos *loci*, es compatible con múltiples regímenes selectivos distintos, que tienen diferente significado biológico (por ejemplo, algunos en los cuales la selección es dependiente de las frecuencias, y otros en los cuales es independiente de ellas).⁶ Por lo tanto, aunque pudiese concluirse que la selección está operando en ese *locus*, la GP no permitiría por sí misma determinar cómo está operando (de modo independiente de las frecuencias, de modo dependiente etc.). Resolver esta cuestión requiere de algún tipo de experimento “ecológico”, que permita diferenciar entre estos regímenes alternativos.

Por otro lado, incluso obviando lo anterior, puede observarse lo siguiente. Aunque el tipo de técnicas estadísticas mencionadas permitiesen descartar algunas maneras de particionar a la población en rasgos, aun así, no lograría restringir el rango de las particiones posibles lo suficientemente. Ello se debe al problema del *free rider*. Rasgos (o genes) que se encuentran ligados al que efectivamente está siendo seleccionado variarán de manera semejante a él,⁷ no siendo posible decidir, por medios puramente estadísticos, cuál de ellos es el que está siendo seleccionado.

⁶ Esto puede ilustrarse de modo sencillo considerando lo dicho en la sección 3 acerca de la equivalencia entre los modelos que utilizan coeficientes de *fitness* relativos y absolutos. En esa sección, se mostró que multiplicar a todos los coeficientes por una constante *d* no alteraba las ecuaciones de cambio de las frecuencias de alelos en la adultez (y por lo tanto de genotipos para la generación siguiente). De ese modo, puede multiplicarse cada coeficiente de *fitness* por cosas como *p*, y como *2pq* (la frecuencia de uno de los alelos, y de uno de los genotipos, respectivamente), lo cual hubiese convertido a ese en un caso (extraño, pero lógicamente posible) de selección dependiente de las frecuencias.

⁷ Lo cual puede ocurrir por diversos motivos, por ejemplo, porque uno es un subproducto estructural de otro/s (*spandrels*), por ligazón genética (*linkage*), porque un mismo gen tiene diversos efectos fenotípicos no relacionados (pleiotropía) etc.

Supóngase, por ejemplo, que la coloración de las alas de la polilla estuviese ligada (en algún sentido) a algún otro rasgo, por ejemplo, a un ruido que hacen al aletear. El mero estudio estadístico de la población podría permitir determinar el coeficiente de selección de las dos variedades de polillas – las de alas oscuras que hacen menos ruido al aletear, y las de alas claras que hacen más ruido al aletear –, pero no cuál de los dos rasgos es el que es el objeto de la selección. A pesar de que las explicaciones de la GP serían formalmente idénticas en ambos casos, la TSN brindaría explicaciones alternativas en estos dos casos. Por ejemplo: (1) Las polillas que tienen alas que les permiten volar silenciosamente evaden predadores, sobreviven más, y tienen un mayor éxito reproductivo; (2) Las polillas de alas oscuras que les permiten pasar desapercibidas a los ojos de sus predadores, sobreviven más, y tienen un mayor éxito reproductivo. Adicionalmente, la TSN permite decidir entre estas dos hipótesis, por medio de experimentos “ecológicos” del estilo de los realizados por Kettlewell (pueden pensarse, por ejemplo, en experimentos en donde se cubren los oídos a los predadores, o se reproducen otros sonidos de fondo etc.).

Esto resulta especialmente interesante, porque se ha presentado al problema de *free rider* como una objeción a la TSN. Como hemos visto, desde la GP no puede darse una respuesta satisfactoria a este problema. Consideramos que una visión adecuada de la GP y de la TSN como teorías independientes pero relacionadas, permite dar la respuesta más adecuada a la crítica.

En esta sección, hemos intentado defender que la GP por sí misma, no sólo no es lo suficientemente explicativa, sino que tiene problemas a la hora de ser aplicada de manera aislada. Esto, por supuesto no implica que la GP sea mal utilizada en la práctica biológica. El punto que defendemos es metateórico. De hecho, los biólogos apelan implícitamente a hipótesis ecológicas preconcebidas, brindadas por la TSN, en la partición de los organismos en rasgos y en la identificación de presiones selectivas. Además, como hemos visto en el famoso caso del mimetismo de las polillas, los biólogos apelan explícitamente a las “causas” ecológicas del éxito reproductivo diferencial en sus explicaciones, y además, realizan experimentos para determinar si efectivamente tales “causas” operan.

En la siguiente sección, discutiremos más pormenorizadamente las relaciones existentes entre la GP y la TSN. Argumentaremos que la falla en notar lo expuesto en esta sección se debe fundamentalmente a una mala comprensión de la TSN, y de la forma que posee el PSN. Mostraremos como una visión metateóricamente más adecuada de este principio o ley permite brindar mayores precisiones acerca de la relación entre las dos teorías siendo consideradas.

4 LA RELACIÓN ENTRE LA TSN Y LA GP

Hasta el momento, hemos mencionado dos motivos (la incompletitud y la inaplicabilidad) por los cuales no debe pensarse a la GP como habiendo reemplazado o eliminado a la TSN de la biología contemporánea. O bien, en otras palabras, hemos intentado mostrar por qué cierto tipo de consideraciones – que hasta el momento llamamos en consonancia con la literatura usual, “ecológicas” –, que no forman parte del arsenal teórico que brinda la GP para tratar a los casos de selección y que sí forman parte de la teoría darwiniana, son necesarios para tener una explicación completa de los fenómenos selectivos, y aun para poder aplicar los modelos de la GP de manera exitosa a casos concretos. Hemos concluido, en consonancia con lo que otros autores han sostenido anteriormente (véase más arriba), que la TSN y la GP son complementarias, más que sucesivas. Sin embargo, no hemos dicho aun de manera clara cómo se complementan, ni qué relación efectivamente existe entre ambas teorías. Para comenzar a dilucidar esta cuestión, es necesario, en primer lugar, presentar con un mayor nivel de detalle la estructura de la TSN. Es decir, es necesario decir algo más acerca de la estructura fina del PSN, ya que la posición siendo criticada aquí puede tener un origen en su mala comprensión.

Si, como se vio en la primera sección, en las aplicaciones de la TSN darwiniana aparecen consideraciones de tipo “ecológico”, entonces ellas deben figurar – de algún modo – en las reconstrucciones de la estructura de dichas explicaciones. Para ello, puede recordarse la aplicación de la TSN al caso de las polillas, para establecer los elementos presentes en esta explicación:

Las polillas *Biston betularia* con patrones de coloración más oscuros en sus alas pueden camuflarse mejor que las de patrones claros a los ojos de sus predadores, en un ambiente en el que la polución industrial mató a los líquenes y los pájaros las cazan por medio del sentido de la vista. De ese modo, las que tienen patrones oscuros tienden a sobrevivir más y, por tanto, a tener un mayor éxito reproductivo diferencial que las de cuellos más cortos.

Nótese que son las diferencias en el grado de camuflaje interactuando con la supervivencia las que aquí modifican el éxito en la reproducción diferencial. Usualmente se presenta al PSN (Brandon, 1990; Williams, 1976, entre otros) como constituido por dos elementos fundamentales, el *fitness* y la reproducción diferencial, como en la versión [1] presentada anteriormente en este trabajo. Si el PSN tuviese a estos dos componentes principales, entonces por instanciación del principio al caso de las polillas obtendríamos lo siguiente:

Las polillas oscuras se camuflan mejor que las claras en los bosques de Inglaterra → Las polillas oscuras tendrán un mayor éxito reproductivo diferencial que las claras.⁸

Sin embargo, a esta reconstrucción le faltan elementos que están presentes en la versión original, a saber, el modo como el camuflaje se conecta con el éxito reproductivo (Ginnobili, 2010a, 2012, 2016). Esto podría ocurrir por intermedio de la supervivencia, o por otros motivos (por ejemplo, el camuflaje podría ser un modo de atraer pareja). Parece claro que, en este caso particular, la estructura de la explicación es algo como lo siguiente:

• Las polillas oscuras se camuflan mejor que las claras en los bosques de Inglaterra → Las polillas oscuras sobrevivirán más que las oscuras → Las polillas oscuras tendrán un mayor éxito reproductivo diferencial que las claras.⁹

Los otros experimentos que realizó Kettlewell (mencionados hacia el final de la sección 2), tenían como objetivo testear el primero de los condicionales. Podría pensarse, por supuesto, en experimentos que permitieran contrastarla hipótesis de que el camuflaje se conecta con la reproducción diferencial por medio de un mejoramiento en la capacidad de atraer parejas. Uno de nosotros ha mostrado que esta estructura tripartita está presente en todas las explicaciones seleccionistas darwinianas (cf. Ginnobili, 2010a, 2012, 2016). Por ejemplo:

• Las jirafas de cuellos más largos se alimentan mejor que las de cuellos cortos → Las jirafas de cuellos más largos sobreviven más → Las jirafas de cuellos más largos tendrán un mayor éxito reproductivo diferencial que las de cuellos más cortos (Darwin, 1872a, p. 178).

• Los gallos de espolones más efectivos para el combate pueden luchar mejor contra otros gallos → Los gallos de espolones más efectivos para el combate logran conseguir pareja con mayor frecuencia que los gallos de espolones menos efectivos → Los gallos de espolones más efectivos para el combate tendrán un mayor éxito reproductivo diferencial que los de espolones menos efectivos (Darwin, 1859, p. 88).

• Las plantas que producen semillas más livianas y con cierta forma, tienen semillas que pueden planear mejoren el viento que las semillas de plantas de otro tipo → Las plantas que producen dichas semillas las diseminan más efectiva-

⁸ Brandon, quien presenta PSN como formado esencialmente por los dos componentes señalados, explícitamente presenta de este modo la instanciación del principio al caso de las polillas (Brandon, 1990, p. 23).

⁹ No queremos implicar que estos son todos los componentes de la explicación ni que esta es exactamente su estructura. Nuestro punto es que al menos deben estar presentes estos componentes, lo cual implica revisar la estructura habitual de PSN. Por ejemplo, faltaría agregar que para que el éxito reproductivo se vea alterado, el rasgo en cuestión debe ser heredable.

mente que las de otro tipo » Las plantas que producen estas semillas tienen un mayor éxito reproductivo que las de otro tipo (Darwin, 1844, p. 92).¹⁰

La capacidad de camuflarse, la de alimentarse, la capacidad de luchar con congéneres del mismo sexo, la capacidad de producir semillas que planean mejor, no son, por tanto, instancias o especificaciones del concepto de *fitness*, sino de algún otro concepto presente en el PSN. Un modo compatible con el modo de hablar usual acerca de tales capacidades, es considerarlos como especificando la función del rasgo en cuestión. Así, puede afirmarse que la estructura del PSN es más bien semejante a la siguiente:

(1) [(El rasgo r_1 es más efectivo que el rasgo r_2 al cumplir la función f en el ambiente $a \rightarrow$ los organismos que portan r_1 tienen mayor aptitud que los que portan r_2 en a) y los rasgos r son heredables] \rightarrow Los organismos que portan r_1 tendrán mayor éxito en la reproducción diferencial que los que portan r_2 en a . (Ginnobili, 2010a)

De ese modo, resulta claro que las explicaciones seleccionistas tienen como parte esencial lo que en nuestra versión del PSN aparece como el primer condicional. Este aspecto fundamental de la TSN no forma parte de las explicaciones de la GP, y es lo que corresponde con lo que en las secciones anteriores se había llamado la parte “ecológica”.¹¹ Esta versión del PSN no se deriva de las ecuaciones de la GP. Lo que la GP es capaz de hacer es, en algunos casos (cuando la información acerca de la arquitectura genética del caso está disponible, cuando el *fitness* ecológico se especifica como fecundidad o supervivencia etc.), es brindar una determinación cuantitativa del segundo consecuente (las diferencias en el éxito reproductivo) a partir del segundo antecedente (las diferencias de *fitness*). Pero, como se ha visto, esto no es suficiente para tener una explicación seleccionista completa.

No discutiremos en este trabajo las relaciones entre el llamado *fitness* ecológico y el *fitness* de la GP, lo que nos interesa en esta sección es especificar con un mayor detalle el tipo de explicación seleccionista que complementa las explicaciones de la GP, y que, como defendimos antes, se encuentra presupuesta en la misma aplicación de la GP. Luego de estas reflexiones, puede señalarse con más claridad que la novedad explicativa brindada por la GP en la biología evolutiva no consistió en permitir

¹⁰ Nótese que las especificaciones del *fitness* no siempre involucran mejoras en la supervivencia, sino que van variando de aplicación en aplicación. No ahondaremos sobre este punto aquí (para más información al respecto puede apelarse a Ginnobili, 2010a, 2016).

¹¹ La afirmación de que existe lenguaje funcional en la propia TSN es controversial, y no puede ser defendido en este trabajo. Para una presentación más pormenorizada de esa cuestión puede verse Ginnobili (2009, 2011). El punto más difícil de diferir tiene que ver con que si esta presentación es adecuada, entonces no puede utilizarse a la TSN para definir (y en consecuencia eliminar) el lenguaje funcional (cf. Caponi, 2013) del modo en que, por ejemplo, el enfoque etiológico de las funciones lo hace (cf. Millikan, 1989; Wright, 1976). Si podría ser compatible con versiones como la sistémica (cf. Cummins, 1975), que no apelan a la TSN para caracterizar el lenguaje funcional.

reemplazar la versión cualitativa de la TSN darwiniana por estudios cuantitativos. Lo novedad consistiría en incorporar principios teóricos (por ejemplo, las ecuaciones mencionadas en la sección 2) y técnicas estadísticas (por ejemplo, experimentos marcar-recapturar) para determinar cuantitativamente algunos de los conceptos de la TSN poniéndolos en relación con otros factores evolutivos (como la deriva, la migración, etc.) y relacionándolos con la estructura genética de la población. Es decir, a diferencia del tipo de estudios que hubiese hecho Darwin (o sus contemporáneos) para estimar las diferencias en la capacidad de supervivencia de ambos tipos de polillas, Kettlewell (utilizando el aparato matemático de la estadística, presupuesto en la determinación de los coeficientes de selección de la GP) fue capaz de determinar con precisión cuantitativa que las claras sobrevivían un 48% menos que las oscuras. Las ecuaciones de la GP permiten, además, especificar los elementos de la cláusula *ceteris paribus* en el segundo condicional de la ley fundamental de la TSN, permitiendo de ese modo predecir cuantitativamente las diferencias en el éxito reproductivo entre polillas de distintos tipos (por medio de las ecuaciones introducidas en la sección 2), algo que Darwin tampoco hubiese sido capaz de hacer. Por último, la GP especifica los mecanismos de herencia operantes, volviendo explícita la arquitectura genética y la relación entre genes y rasgos del rasgo en cuestión (por ejemplo, realizar los experimentos de Kettlewell para determinar las diferencias en los coeficientes de selección presupone el conocimiento de que las claras son homocigotas recesivas para un *locus* determinado), algo que Darwin también desconocía. En resumen, la GP parece refinar o detallar más el segundo condicional de la explicación de la TSN de la reproducción diferencial (nuevamente, en ciertos contextos, por ejemplo, cuando la información acerca de la arquitectura genética del rasgo se encuentra disponible, cuando los rasgos en cuestión se encuentran determinados genéticamente, cuando la especificación del *fitness* es la supervivencia o la fecundidad etc.).

Pero esto no implica que haya reemplazado en ningún sentido a la TSN, pues sin ella, no sólo las explicaciones de la GP quedarían incompletas, sino que sería extremadamente difícil o imposible aplicar exitosamente esta última teoría.

CONCLUSIONES

En este artículo, hemos intentado profundizar sobre algunos trabajos previos (Ginnobili, 2010b; Glymour, 2006; Rosenberg, 1994) que intentaban mostrar que la visión, bastante extendida, de que la TSN fue reemplazada por la GP, es incorrecta. Pero hemos ido más lejos que estos autores, intentando mostrar no sólo que las explicaciones de la GP se encuentran incompletas sin la TSN, sino además que la ausencia de la TSN volvería a la GP misma difícilmente aplicable. Pues sin hipótesis ecológicas

preconcebidas que permitan particionar a la población a estudiar en rasgos relevantes, el descubrimiento de relaciones no espurias entre rasgos y éxito reproductivo sería extremadamente poco probable.

Este trabajo no intenta corregir el modo en que los biólogos trabajan. No queremos defender que las explicaciones de los biólogos son pobres, o que están aplicando las teorías de manera incorrecta. Lo que sostenemos es que los biólogos de hecho apelan a la TSN (aunque casi siempre de modo implícito) en las aplicaciones de la GP, cuando señalan los factores causales sobre las diferencias en el éxito reproductivo, en sus explicaciones. Tales factores no son proporcionados por la GP, sino por la TSN. Nuestro punto tiene que ver no con la práctica biológica misma sino con el modo en que se habla de dicha práctica. No denunciaremos ningún error en la práctica científica misma, sino que denunciaremos que el modo en que se piensa las relaciones entre la TSN y la GP en el habla acerca de dichas prácticas es inadecuado. Esto ocurre en las reflexiones metateóricas realizadas desde la filosofía de la biología, pero también puede encontrarse en los mismos manuales de biología evolutiva. Esta mala comprensión del rol de la TSN en la biología evolutiva, redundante, además, en críticas inadecuadas a la biología evolutiva, como ocurre en el caso de la crítica de la *free rider*.

Actualmente nadie considera que los pasos que según el inductivista estrecho caracterizan el método científico constituyan una descripción adecuada de la práctica científica. En todo curso de filosofía de la ciencia se comienza explicando por qué esta visión antigua del método científico es inadecuada. Si lo sostenido en este trabajo es correcto, es interesante remarcar como lo que puede aparecer en la filosofía de la ciencia general como una obviedad, puede filtrarse subrepticamente en la filosofía especial de la ciencia. Lo cual muestra la importancia de los trabajos de explicitación de la estructura de las teorías científicas, de elucidación conceptual, y de explicitación de los vínculos entre teorías, tanto en el sentido diacrónico como el sincrónico. ☞

AGRADECIMIENTOS. Esta investigación fue financiada por los siguientes proyectos: PICT-2014-1741, PICT-2012-2662 (ANPCyT, Argentina), PIP No. 112-201101-01135 (CONICET, Argentina) y 32/15 255 (UNTREF, Argentina).

Ariel Jonathan ROFFÉ
Centro de Estudios de Filosofía e Historia de la Ciencia (CEFHIC),
Universidad Nacional de Quilmes (UNQ),
Universidad Nacional de Tres de Febrero (UNTREF),
Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET),
Buenos Aires, Argentina.
ariroffe@hotmail.com

Santiago GINNOBILI
Centro de Estudios de Filosofía e Historia de la Ciencia (CEFHC),
Universidad Nacional de Quilmes (UNQ),
Universidad Nacional de Tres de Febrero (UNTREF),
Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET),
Buenos Aires, Argentina.
santi75@gmail.com

Are population geneticists narrow inductivists?

ABSTRACT

It is a widespread opinion that natural selection theory, as presented “qualitatively” by Darwin, has been replaced with a superior, quantitative version, provided by population genetics. This article argues against that thesis, holding instead that both theories are complimentary, not successive. To accomplish this, a novel line of argumentation is introduced, which takes its inspiration from Hempel’s critique of the “narrow inductivism”. It is argued that population geneticists would be incapable of successfully applying their theory without pre-conceived “ecological” hypotheses, coming from the darwinian theory, which allow one to partition the population into selectively relevant traits. Further, it is emphasized that the failure to notice this point is due to a bad comprehension of the structure of the darwinian theory, and its fundamental law or principle. Through a better reconstruction of said principle, the relation between both theories is reexamined in more detail.

KEYWORDS • Natural selection. Population genetics. Narrow inductivism. Darwin. Ecological fitness.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARIEW, A. & LEWONTIN, R. C. The confusions of fitness. *British Journal for the Philosophy of Science*, 55, p. 347-63, 2004.
- BALZER, W.; MOULINES, C. U. & SNEED, J. D. *An architectonic for science: The structuralist program*. Dordrecht: Reidel, 1987.
- BEATTY, J. Chance and natural selection. *Philosophy of Science*, 51, 2, p. 183-211, 1984.
- BRANDON, R. Adaptation and evolutionary theory. *Studies in History and Philosophy of Science*, 9, p. 181-206, 1978.
- _____. *Adaptation and environment*. Princeton: Princeton University Press, 1990.
- CAPONI, G. Teleología naturalizada: Los conceptos de función, aptitud y adaptación en la teoría de la selección natural. *Theoria*, 76, p. 97-114, 2013.
- COLODNY, R. (Ed.). *Mind and cosmos. Essays in contemporary science and philosophy*. Pittsburgh: University of Pittsburgh Press, 1966.
- CROW, J. F. & KIMURA, M. *An introduction to population genetics theory*. Minneapolis: Burgess, 1970.
- CUMMINS, R. Functional analysis. *Journal of Philosophy*, 72, p. 741-64, 1975.
- DARWIN, C. *On the origin of species by means of natural selection*. London: John Murray, 1859.
- _____. *On the origin of species by means of natural selection*. 6 ed. London: John Murray, 1872a.
- _____. *The origin of species*. 6 ed. London: John Murray, 1872b.

- DARWIN, C. *Essay of 1844*. In: DARWIN, F. (Ed.). *The foundations of the origin of species. Two essays written in 1842 and 1844*. Cambridge: Cambridge University Press, 1844. p. 57-255.
- DARWIN, F. (Ed.). *The foundations of the origin of species. Two essays written in 1842 and 1844*. Cambridge: Cambridge University Press, 1844.
- DENNISTON, C. & CROW, J. F. Alternative fitness models with the same allele frequency dynamics. *Genetics*, 125, 1, p. 201-5, 1990.
- ENDLER, J. A. *Natural selection in the wild*. Princeton: Princeton University Press, 1986.
- GAYON, J. *Darwinism's struggle for survival: heredity and the hypothesis of natural Selection*. Cambridge: Cambridge University Press, 1998. (*Cambridge studies in philosophy and biology*).
- GILLESPIE, J. H. *Population genetics: a concise guide*. Baltimor/London: Johns Hopkins University Press, 1998.
- GINNOBILI, S. Adaptación y función. *Ludus Vitalis*, 17, 31, p. 3-24 2009.
- _____. La teoría de la selección natural darwiniana. *Theoria*, 25, 1, p. 37-58, 2010a.
- _____. La teoría de la selección natural darwiniana y la genética de poblaciones. *Endoxa*, 24, p. 169-84, 2010b.
- _____. Función como concepto teórico. *Scientiae Studia*, 9, 4, p. 847-80, 2011.
- _____. Reconstrucción estructuralista de la teoría de la selección natural, *Agora*, 31, p. 143-69, 2012.
- _____. Explicaciones seleccionistas históricas y ahistóricas. *Ludus Vitalis*, 33, 41, p. 21-41, 2014.
- _____. Missing concepts in natural selection theory reconstructions. *History and Philosophy of the Life Sciences*, 38, 3, p. 8, 2016.
- GLYMOUR, B. Population level, causation, and a unified theory of natural selection. *Biology and Philosophy*, 14, 4, p. 521, 1999.
- _____. Wayward modeling: population genetics and natural selection. *Philosophy of Science*, 73, 4, p. 369-89, 2006.
- HARTL, D. L. & CLARK, A. G. *Principles of population genetics*. Sunderland: Sinauer Associates, 2007.
- HEMPEL, C. G. Recent problems of induction. In: Colodny, R. (Ed.). *Mind and cosmos. Essays in contemporary science and philosophy*. Pittsburgh: University of Pittsburgh Press, 1966. p. 112-34.
- KETTLEWELL, H. B. D. Selection experiments on industrial melanism in the Lepidoptera. *Heredity*, 9, p. 323-42, 1955.
- _____. Further selection experiments on industrial melanism in the Lepidoptera. *Heredity*, 10, 3, p. 287-301, 1956.
- LEWONTIN, R. C. The units of selection. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1, p. 1-18, 1970.
- MILLIKAN, R. G. In defense of proper functions. *Philosophy of Science*, 56, p. 288-302, 1989.
- RIDLEY, M. *Evolution*. 3 ed. Malden: Blackwell, 2004.
- ROFFÉ, A. *Tesis de licenciatura: la genética de poblaciones y las fuerzas evolutivas*. Buenos Aires: Universidad de Buenos Aires, 2016.
- ROSENBERG, A. The supervenience of biological concepts. *Philosophy of Science*, 45, 3, p. 368-86, 1978.
- _____. *Instrumental biology or the disunity of science*. Chicago/London: The University of Chicago Press, 1994.
- SCHUURMAN, R. et al. Rapid changes in human immunodeficiency virus type 1 RNA load and appearance of drug-resistant virus populations in persons treated with lamivudine (3TC). *Journal of Infectious Diseases*, 171, 6, p. 1411-9, 1995.
- SOBER, E. *The nature of selection*. Chicago: The University of Chicago Press, 1993.
- WILLIAMS, M. B. The logical structure of functional explanations in biology. PSA: *Proceedings of the Biennial Meeting of the Philosophy of Science Association*, 1976, 1, p. 37-46, 1976.
- WRIGHT, L. Functions. *Philosophical Review*, 85, p. 70-86, 1976.