

# La identidad de la emergencia en ciencias biológicas como una “anomalía arrinconable”

**Luciana Pesenti**

lucianap31@hotmail.com

Licenciatura en Filosofía

Director de TFL: Víctor Rodríguez

Beca de Iniciación a la Investigación del Área Lógico-Epistemológica

## Resumen

Las tesis emergentistas sobre los procesos y las entidades que constituyen los niveles de organización ocupan un lugar central en las discusiones biológicas y filosóficas sobre la selección de multinivel. La expresión selección de multinivel designa la operación simultánea del mecanismo darwiniano de cambio evolutivo en diferentes niveles jerárquicos. Dentro de este marco de investigación, los modos en que la emergencia caracteriza la operación de la selección natural en niveles superiores al organísmico tienen serias implicancias para la autonomía de la selección superior respecto de la selección al nivel de los organismos. Una de las características más importantes del desarrollo biológico del concepto de autonomía es el tipo de irreductibilidad que se asocia a las propiedades emergentes, estrechamente ligado a conceptualizaciones específicas de la selección de multinivel. El propósito de este trabajo es elucidar el significado que asume la noción de emergencia en las propuestas de Vrba y Gould sobre la actuación de la selección a nivel de las especies, examinando sus relaciones con determinados aspectos conceptuales de la selección de multinivel. Concretamente, en este trabajo sostendremos que la parte medular del argumento emergentista de Vrba consiste en defender una fuerte conexión entre las propiedades emergentes

y la estructura causal-determinista subyacente de la selección a cualquier nivel jerárquico. A partir de este examen, intentaremos poner de relieve por qué la idea de irreductibilidad no constituye el foco central de su discusión sobre la autonomía de los procesos de selección. Por otra parte, analizaremos la perspectiva emergentista de Gould y el rol que, a diferencia de la propuesta de Vrba, desempeña la especificación de las propiedades emergentes sobre la base de una noción de irreductibilidad definida en términos ontológicos.

**Palabras claves:** niveles de selección, emergencia, selección de multinivel, irreductibilidad, selección superior.

## Introducción

El punto de vista de que la filosofía de la biología consiste esencialmente en el examen de cuestiones evolucionistas (“[La] biología evolucionista es el centro de gravedad tanto de la ciencia de la biología como de la filosofía de esa ciencia” (Sober, 1996: 21) emerge del amplio conjunto de intereses epistemológicos y

ontológicos que impulsa la teoría darwiniana de la evolución. Entre ellos, el problema de la emergencia de procesos de selección en niveles jerárquicos superiores al organísmico ocupa un lugar central en el pensamiento biológico contemporáneo.

El marco teórico que comprende el estudio de los tipos de relación entre las entidades de varios niveles evolutivos recibe el nombre de *teoría de la selección de multinivel*. De acuerdo con esta teoría, la selección natural puede operar simultáneamente en más de un nivel de la jerarquía biológica (e.g. individuos y grupos). Este reconocimiento adquiere gran resonancia en el debate sobre la especificidad de los niveles de organización biológica y de las unidades que los constituyen. En atención a esto, en los últimas décadas encontramos un conjunto amplio de propuestas que persiguen, sobre la base de ciertos rasgos o tipos de interacciones entre rasgos que se consideran emergentes, establecer la autonomía de la selección superior respecto de la selección organísmica. En esta discusión en torno a si las propiedades emergentes pueden o no caracterizar la operación de la selección natural en niveles superiores al organísmico, la noción de irreductibilidad de las propiedades emergentes desempeña un papel crucial.

El propósito general del presente trabajo es realizar una revisión crítica de los sentidos que asume la noción de emergencia en las propuestas de Vrba y Gould dentro del

debate biológico contemporáneo sobre la actuación de la selección en múltiples niveles evolutivos. Para ello, examinaremos, en primer lugar, la posición de la problemática sobre la emergencia en el contexto de la selección de multinivel. En segundo lugar, propondremos dos sentidos generales de la noción de emergencia como principales líneas de análisis en algunas caracterizaciones de la selección superior. Debido a la importancia del encuadre teórico en el abordaje de las propuestas emergentistas, nos detendremos a continuación en dos formas de interpretación de la acción del mecanismo de la selección natural que reciben comúnmente la denominación de SMN1 y SMN2 (selección de multi-nivel uno y dos respectivamente) para observar sus implicancias en la caracterización de la emergencia evolutiva. Finalmente, defenderemos que la motivación central del argumento emergentista de Vrba se basa en la consideración de una estructura causal-determinista subyacente de la selección a cualquier nivel jerárquico. En el escenario conformado por la conjunción de tal estructura con la noción de emergencia, intentaremos poner de relieve por qué la idea de irreductibilidad no constituye un requisito indispensable en su planteo sobre la especificidad de los procesos de selección superior. Siguiendo el desarrollo de este vínculo entre la emergencia y el problema de la irreductibilidad, analizaremos la perspectiva emergentista de Gould y el papel que, a

diferencia de la propuesta de Vrba, desempeña la noción de irreductibilidad para la especificación del concepto de autonomía evolutiva de la selección superior en términos de SMN2. Al respecto, pondremos de relieve las implicancias de este último enfoque mediante el análisis de un sentido fuerte u ontológico de emergencia.

### **1. Selección de multinivel: el marco teórico de la emergencia evolutiva**

A través de los esfuerzos encaminados a desentrañar el rol de la selección natural en niveles de organización biológica superiores al de los organismos fue gestándose, a principios de la década de 1960, un crecimiento constante de las fronteras de estudio de la biología evolutiva. De hecho, lo que se desarrolló fue precisamente la idea de una "expansión jerárquica de la selección natural" (cf. Lewontin 1970; Stanley 1979; Gould 1982a, 1982b; Brandon 1982; Arnold y Fristrup 1982; Sober 1984; Damuth y Heisler 1988). La noción de jerarquía concierne al modo de organización de los niveles evolutivos a través de una serie de inclusión creciente (e.g. genes en células, células en organismos, organismos en grupos, grupos en especies y especies en clados).

Gracias a tal expansión del espectro evolutivo de organización biológica, el interés por las relaciones entre los niveles jerárquicos ha dado lugar al desarrollo de lo que se

denomina *teoría de la selección de multinivel* (cf. Arnold y Fristrup 1982; Sober 1984; Mayo y Gilinsky 1987; Damuth y Heisler 1988; Okasha 2001, 2006, 2009). Sintéticamente, con esta expresión se enmarca el debate sobre la operación simultánea de la selección natural en varios niveles evolutivos. Damuth y Heisler proponen la siguiente definición: "Una situación de selección de multinivel es aquella en la cual nos encontramos tentados a considerar que la selección está ocurriendo simultáneamente entre entidades en dos o más diferentes niveles en una jerarquía biológica anidada (tales como organismos dentro de grupos)" (1988: 408).

Desde esta perspectiva, la cuestión clave sobre el nivel en el que actúa la selección natural ocupa un lugar preeminente en numerosos estudios teóricos y empíricos dentro de la biología evolutiva. Desde el pensamiento evolutivo darwiniano la respuesta a esta cuestión favorece la participación efectiva de la selección natural en el nivel organizativo. Sin embargo, el rol que pueden desempeñar otros niveles de selección en la evolución de diferentes fenómenos, entre los cuales el altruismo constituye un tópico central, ha fomentado el desarrollo de otras líneas de argumentación sobre la selección superior. Una de ellas, muy extendida en la conceptualización de la selección de especies, hace hincapié en la noción de emergencia como criterio requerido para la especificación de los niveles de selección superior. Sobre esta base, el carácter emergente

de los procesos de selección superior fundamenta la autonomía causal de tales procesos respecto de la selección a nivel de los organismos. El atractivo principal de esta apelación a la emergencia reside en servir precisamente como herramienta de diagnóstico de tal autonomía evolutiva. Como veremos, de acuerdo al tipo de emergencia que se considere, los procesos de selección superior son objeto de diferentes conceptualizaciones biológicas.

## **2. El concepto de emergencia: aspectos ontológicos y epistémicos**

Es claro que hoy día el término "emergencia" posee una resonancia en distintas áreas de la ciencia diferente a la que admitieron algunos filósofos en el pasado. La posición de Hempel (1979), por ejemplo, fue bastante categórica: el estudio sobre la naturaleza emergente de los fenómenos naturales era una expresión inconfundible de la "esterilidad teórica" de la ciencia. En general, los llamados "fenómenos emergentes", vistos desde el horizonte de algunos positivistas y empiristas lógicos de la ciencia del siglo pasado, supieron ocupar un lugar de prestigio dentro de las estructuras del saber efímeras y dudosas: eran el punto culminante de un enmascaramiento de la ignorancia que generaba una incorrecta y falsa pretensión de conocimiento propia y autónoma. Esto permite entender el por qué del

interés por la reducción de buena parte de los positivistas y empiristas lógicos. La primacía de una perspectiva reduccionista para el examen de la ciencia estuvo estrechamente emparentada con esta concepción de la emergencia: si pudiéramos traspasar el límite con que tropieza nuestra ignorancia y alcanzar un conocimiento más acabado de la naturaleza de un objeto y de las relaciones entre sus partes, entonces cobraría relieve el auténtico significado ilusorio de la emergencia.

En tanto no designa una propiedad intrínsecamente novedosa, no poseída por ninguna de sus partes, sino una incapacidad cognitiva para conocer en un momento específico dado, es en la ignorancia del sujeto cognoscente en donde reposa el sentido de ilusión que ejerce la emergencia. Así, por diversas dificultades en la formulación de una teoría científica capaz de abordar el estudio de las propiedades o procesos de sus partes constituyentes, los fenómenos emergentes aparecen como irreductibles desde el estado actual de las teorías. Como tal, la irreductibilidad no refiere a un aspecto ontológico de la emergencia, sino a una fase transitoria del desarrollo científico.

Aquí convendría referirse a la expresión "emergentismo débil" (también llamado emergentismo epistemológico) con el fin de especificar el sentido que asume esta noción en el pensamiento filosófico que estamos considerando. Según la tesis del emergentismo

débil, las propiedades emergentes de ciertos fenómenos no poseen, en función de determinadas teorías vigentes, una explicación en términos de sus partes constituyentes pero son básicamente reducibles a tales partes.

En contraste con aquél, cabe también mencionar un "emergentismo fuerte" (también llamado emergentismo ontológico) que centra su interés en el carácter ontológico de las propiedades emergentes y en su no reducción a niveles inferiores de organización. Desde este punto de vista, la emergencia da lugar a una representación dualista de los fenómenos en contraposición a una relación de subordinación del "todo a las partes": la no reducción descansa en capacidades causales del "todo" que son independientes de las capacidades causales de las "partes".<sup>1</sup> Es claro que esta visión marcha a contramano de un "emergentismo débil" para el que la resistencia de las propiedades emergentes a la reducción no reside en una realidad ontológica independiente, sino en un provisorio efecto de la ignorancia del sujeto cognoscente.

Ambas visiones de la emergencia revisten gran importancia en el estudio de los procesos de selección superior, y adquieren matices propios y complejos de acuerdo a los modos de conceptualización de la selección de multinivel.

### 3. "Entrecruzamientos" conceptuales: dos interpretaciones de la selección de multinivel

El grueso del debate contemporáneo sobre la selección de multinivel gira en torno a un esquema dicotómico clásico. Como vimos antes, la idea de jerarquía evolutiva establece la existencia de varios niveles de selección natural ordenados en inclusión creciente (las entidades de niveles inferiores están "contenidas" en entidades de niveles superiores). Una simple derivación de este concepto biológico de jerarquía es la formulación de las categorías "partículas" y "colectivos" (o conjuntos de partículas) en la discusión sobre las unidades de selección. Si una investigación se centra, por ejemplo, en procesos a nivel de los grupos, podemos considerar a los organismos como partículas o partes constitutivas de los grupos y a éstos como colectivos o conjuntos de organismos. Dependiendo del nivel jerárquico de estudio escogido, estas expresiones constituyen formas generales de representación de la unidad de selección y de sus partes constituyentes. Ambas son aplicables a los componentes evolutivos de los procesos de selección en cada nivel jerárquico. Estos componentes son el carácter fenotípico y la aptitud (la capacidad de supervivencia y reproducción).

Veremos que la clave para distinguir dos interpretaciones de la selección de multinivel, y por tanto, dos maneras diferentes

de conceptualizar la selección superior, reside en la aplicación de estas categorías a tales componentes.

Consideremos, por ejemplo, el argumento de D. Mayo y N. Gilinsky (1987) acerca de la selección de grupo. Para establecer una distinción entre los procesos de selección, ellos defienden que la especificación de la selección de grupo requiere elaborar un modelo evolutivo capaz de dar cuenta de la irreductibilidad de la aptitud del grupo al nivel de los organismos. A tal aptitud irreducible a lo orgánico, la llaman "aptitud grupal-grupal" (*group-group fitness*) en contraposición a la "aptitud grupal-individual" (*group-individual fitness*) reducible a los organismos componentes. Cabe aclarar que los dos tipos de aptitud distinguidos son grupales porque ambos refieren a procesos evolutivos a nivel del grupo como unidad escogida. Como observan algunos autores<sup>2</sup>, un modelo de selección de multinivel de este tipo (que describe tanto la operación de la selección a nivel de los organismos como a nivel del grupo) exige formas de aptitud que sean definibles separadamente. En cuanto aptitudes, las dos refieren a la capacidad de incrementar la representación hereditaria de ciertos caracteres fenotípicos en la siguiente generación. Sin embargo, poseen significados contrapuestos. Por "aptitud grupal-individual" se entiende la capacidad para incrementar la representación hereditaria en la siguiente generación de

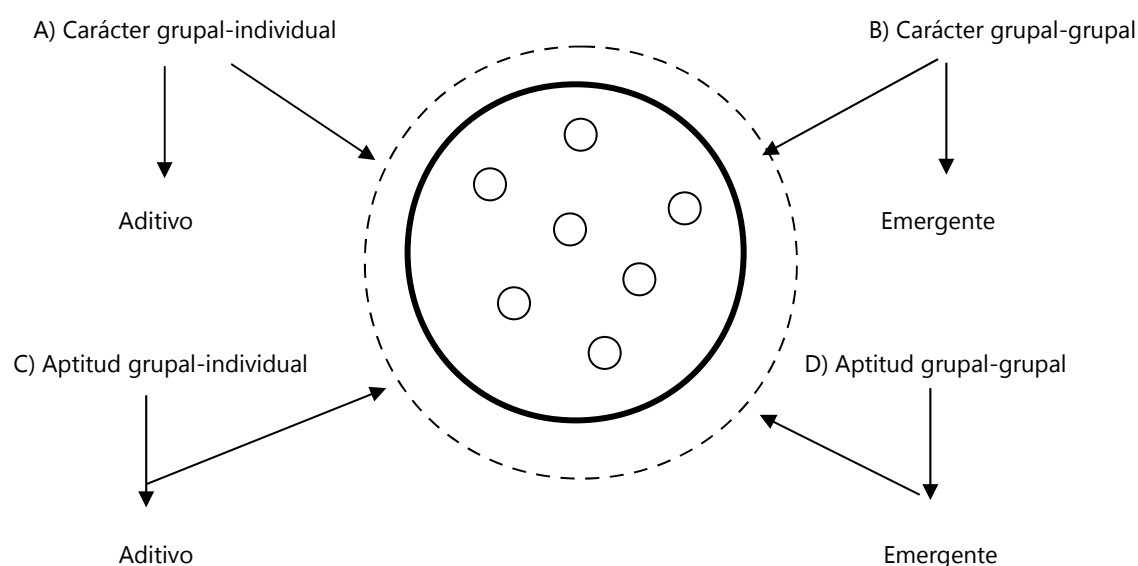
acuerdo con el número de descendientes particulares de cada organismo o parte constitutiva del grupo. Así, si se adopta tal caracterización, la aptitud se reduce a propiedades orgánicas o particulares. En cambio, por "aptitud grupal-grupal" se entiende la capacidad de incrementar la representación hereditaria de acuerdo con el número de descendientes grupales de cada grupo. En otras palabras, como afirman Mayo y Gilinsky, esta última aptitud se identifica con la disposición del grupo para producir más grupos (1987: 517).<sup>3</sup>

De manera similar, los modelos de selección de multinivel también suelen distinguir dos tipos de caracteres fenotípicos. Por ejemplo, en muchos modelos de selección de grupo la especificación de los caracteres fenotípicos del grupo depende de la composición de los caracteres fenotípicos orgánicos o particulares, mientras que otros son definidos como grupales o colectivos genuinos.<sup>4</sup>

Una de las cuestiones conceptuales más persistentes con respecto a estas distinciones es el estatus de la emergencia en los modelos de selección superior. Expresado de manera simple, puesto que examinaremos este tema más adelante, la distinción entre "aptitud grupal-individual" y "aptitud grupal-grupal" puede ser conceptualizada en términos de aptitudes aditivas y emergentes respectivamente. Del mismo modo, los

caracteres fenotípicos colectivos y particulares algunas veces son denominados aditivos y emergentes: aditivos sobre la base de que su constitución evolutiva está condicionada a la suma o adición de caracteres particulares, y emergentes sobre la base de que tal constitución no está determinada exhaustivamente por su elementos constituyentes.

Podemos graficar tales distinciones sobre la especificación de los procesos de selección superior de la siguiente manera:



En la sección titulada "Emergencia y el criterio apropiado para la selección de especies" Gould remarca un hecho significativo en el desarrollo de la argumentación general sobre los procesos de selección superior: "[...] este tema (cómo definir esta forma de selección) y su literatura han estado inusualmente plagados de confusiones conceptuales y disputas sobre la terminología y las definiciones básicas" (Gould, 2004: 683). S. Okasha (2006) ofrece una

caracterización general con vistas a distinguir dos interpretaciones de la selección de multinivel que se denominan SMN1 y SMN2 (selección de multinivel uno y dos respectivamente).<sup>5</sup> El rasgo principal de ambas interpretaciones es la centralidad de la dicotomía partícula-colectivo aplicada a los componentes evolutivos distinguidos antes. Dice Okasha: "El tema clave es si las partículas o los colectivos (o ambos) constituyen el nivel "focal" (2006: 56). La opción particularista (el

énfasis en lo particular como nivel focal de selección) determina el significado de SMN1 mientras que la opción colectivista (el énfasis en lo colectivo como nivel focal de selección) el de SMN2. Por ejemplo, el modelo de D. S. Wilson (1975) de "rasgos grupales" favorece la caracterización de la selección superior de acuerdo con el enfoque SMN1:

"En este modelo los organismos son de dos tipos: egoístas y altruistas. Los organismos se encuentran estructurados en grupo [...] Dentro de cada grupo, los altruistas tienen una menor aptitud reproductiva que los organismos egoístas. Pero los grupos que contienen una alta proporción de altruistas poseen una elevada aptitud grupal [o aptitud grupal-individual], es decir, contribuyen a incrementar el número de descendientes individuales dentro de la población grupal más que aquellos grupos que tienen una proporción menor. De este modo, la selección dentro del grupo (*whitin-group*) favorece el egoísmo, mientras que entre los grupos (*between-group*) favorece el altruismo; el resultado total depende del balance entre estas dos fuerzas selectivas. Así, el modelo de Wilson es diseñado para explicar el cambio en la frecuencia de un rasgo individual -altruismo- en el conjunto de la población. Si bien la explicación torna esencial la apelación a la estructura de grupo, y trata a los grupos como aptitudes produciendo entidades, no permite hacer inferencias acerca de la frecuencia de los diferentes tipos de grupos. Ambos niveles de selección contribuyen al cambio

desde un único parámetro evolutivo" (Okasha, 2006: 56-57).

Así, en el modelo de Wilson la selección ejercida a nivel individual (u orgánico) incrementa la frecuencia de entidades egoístas *dentro* de cada grupo mientras que la selección ejercida a nivel del grupo incrementa la frecuencia de entidades altruistas *entre* los grupos. Pero este último aumento depende, en última instancia, de procesos orgánicos tal como se infiere del hecho de que la aptitud grupal contribuye a incrementar el número de descendientes particulares dentro de los grupos.

Por otro lado, algunos modelos biológicos favorecen una descripción de la selección superior en términos de SMN2. El modelo de Jablonski sobre la actuación de procesos a nivel de las especies en moluscos cretácicos es un ejemplo característico de este tipo de interpretación:

"[...] consideremos la hipótesis de D. Jablonski de que el rango geográfico promedio de una especie extinta de moluscos Cretáceos aumenta como resultado de la selección de especies (Jablonski 1987). Aquí el *explanandum* es el hecho de que las especies con un extenso rango geográfico comienzan a ser más comunes, en un particular clado de moluscos, que aquellas con un pequeño rango. La explicación sugerida es que las especies con un extenso rango geográfico tuvieron una mayor aptitud [aptitud colectiva-colectiva] es decir, dejaron una mayor descendencia de especies y el rango geográfico fue heredable. Nótese que esta hipótesis no



permite hacer inferencias acerca de la frecuencia de los diferentes tipos de organismos, aún cuando el carácter de las especies en cuestión –el rango geográfico– depende presumiblemente de los caracteres orgánicos, tales como la facilidad de movimiento y la dispersión. Dentro de cada especie, estos caracteres pueden evolucionar por selección al nivel de los organismos individuales, de modo que hay un interacción potencial entre los dos niveles de selección. Pero la cuestión clave reside en que las aptitudes de cada nivel son definidas independientemente una de la otra; así, la selección en cada nivel ejecuta un tipo diferente de cambio evolutivo, medido en unidades diferentes. Este es el sello de SMN2” (Okasha, 2006: 57).

En los dos casos, es decir, tanto en el modelo propuesto por Wilson como en el de Jablonski, la descomposición de la selección superior en propiedades orgánicas y grupales depende de ciertas propiedades definidas de los caracteres y aptitudes que intervienen en los procesos selectivos.

Algunos de los puntos más debatidos en la reflexión sobre la selección de multinivel son enumerados por Damuth y Heisler (1988).<sup>6</sup>

#### En SMN1

- La selección de grupo representa los efectos de los miembros del grupo sobre la aptitud individual.

-Las aptitudes son propiedades de los individuos.

-Los caracteres son atribuidos a los individuos.

-Las poblaciones consisten en individuos organizados en grupos.

-Las inferencias pueden ser hechas únicamente acerca del cambio en las proporciones de las diferentes clases de individuos en la población global.

#### En SMN2

-La selección de grupo representa el cambio en las frecuencias de las diferentes clases de grupos.

-Las aptitudes son propiedades de los grupos.

-Los caracteres son atribuidos a los grupos.

-Las poblaciones consisten en grupos compuestos de individuos.

-Las inferencias pueden ser hechas únicamente acerca del cambio en las proporciones de las diferentes clases de grupos en la población global.

Para muchos autores la investigación sobre la selección de multinivel implica la adopción de un enfoque SMN1 o SMN2 que los enfrenta a diferentes dificultades. El problema central de la interpretación SMN1 es cómo explicar la estructura de la selección superior a partir de procesos de selección puramente orgánicos; mientras que la cuestión problemática para SMN2 es cómo explicar tal estructura sin invocar una dependencia al nivel de los organismos. Así, por ejemplo, Goodnight, Schwartz y Stevens hacen patente su simpatía por

la perspectiva "particularista" para un análisis de la selección superior:

"Definimos la selección de multinivel como la variación en la aptitud de los individuos debida a las propiedades de los individuos y a las propiedades de los grupos o de los grupos de los cuales ellos son miembros. Esta definición, referida por autores previos (Heisler y Damuth 1987, Damuth y Heisler 1988) como MLS1 [en español SMN1], caracteriza la mayoría del trabajo teórico sobre la selección de grupo. Incluye modelos que explícitamente incorporan la extinción diferencial de grupos enteros (e.g., Levins 1970) así como también modelos que no lo hacen, tal como la definición de Wright de la selección interdémica (Wright 1995) y los modelos de rasgos grupales de Wilson (1975)" (Goodnight *et al.*, 1992: 745).

Por el contrario, autores como Arnold y Fristrup (1982), y Gould (2004) presentan una serie de argumentos que muestran cómo la aptitud grupal-grupal es la piedra angular de los procesos superiores a los orgánicos. Como vimos antes, tal aptitud refiere a la generación o proliferación de colectivos o grupos: uno de los rasgos característicos de lo descrito en SMN2. En función de esta elección, Gould nos dice: "(...) abogo fervientemente por definir la selección de nivel superior como la proliferación diferencial de individuos evolutivamente relevantes [las especies] basada en la interacción causal de sus propiedades con los entornos circundantes (en vez de

representar el efecto de la pertenencia a una unidad de nivel superior por la aptitud a un nivel inferior)" (2004: 687).<sup>7</sup> La cuestión de una proliferación diferencial de individuos de nivel superior (concebidos éstos como especies) claramente apunta la centralidad que Gould otorga a la aptitud grupal-grupal en desmedro de lo que, al final de la cita y entre paréntesis, corresponde a la interpretación estándar de SMN1.

En las próximas secciones veremos cómo las estrategias SMN1 y SMN2 se conectan con la noción de emergencia.

#### **4. Vrba y la discusión sobre el "emergentismo modélico"**

Uno de los primeros trabajos en plantear la especificación de la selección de especies como el problema de entender la relación entre la emergencia y los componentes del cambio evolutivo fue propuesto por Elizabeth Vrba (1983, 1984, 1989; Vrba y Eldredge, 1984; Vrba y Gould, 1986). El enfoque de Vrba se conoce como *criterio de caracteres emergentes*. Su argumento central es que el referente evolutivo adecuado con vistas a determinar en qué consiste un proceso de selección de especies reside en la condición de emergencia de algunos caracteres fenotípicos a nivel de las especies. Un carácter fenotípico emergente, afirma Vrba, es "producto de la composición no-aditiva (también denominada no-lineal) entre caracteres de nivel inferior" (1984: 324).

Aunque su criterio emergentista considera central el estatus de la selección superior, Vrba atribuye a la emergencia una función clave en la definición misma de la selección natural en tanto mecanismo causal del cambio evolutivo: “La selección se concentra en las interacciones entre la variación de caracteres emergentes heredables y el entorno que causa la diferenciación de las tasas de nacimiento y muerte entre los individuos” (Vrba y Gould, 1986: 219).<sup>8</sup>

La defensa de caracteres emergentes en la operación causal de la selección descansa en el supuesto de que las unidades de selección, cualquiera sea su nivel jerárquico, poseen propiedades emergentes que son diferentes a las “propiedades inherentes de sus sub-partes” (Vrba y Gould, 1986: 218). De este modo, Vrba considera que las propiedades emergentes están presentes en distintos niveles evolutivos:

“Los genes idénticos en cualquier célula forman una colección de caracteres agregados en el organismo pero, en contraste, los caracteres fenotípicos (tales como las proteínas, los colores o el comportamiento) son emergentes en el nivel de los organismos. Similarmente, si todos los organismos en una especie de mariposa son negros, entonces el color negro es un carácter agregado de la especie. *Únicamente los caracteres que se originan a partir de la distribución y la interacción entre los organismos son emergentes a nivel de las especies*” (Vrba y Gould, 1986: 218).<sup>9</sup>

En el caso de las especies, la distribución e interacción entre los organismos determina el carácter propiamente emergente de ciertos rasgos: el tamaño, la densidad y la distribución geográfica son algunos ejemplos comunes de caracteres emergentes a nivel de las especies.<sup>10</sup> Por el contrario, esto es, si la selección a nivel de las especies deriva su eficacia causal de la sumatoria de propiedades inherentes a los organismos, entonces defiende Vrba, es prueba de que la variación a nivel de las especies es un efecto indirecto (o subproducto) de procesos a nivel de los organismos. Esto se denomina “hipótesis de efecto”:

“La hipótesis de efecto es un modelo de diversificación no aleatoria de las especies que constituye una *alternativa* a la selección de especies. Esta hipótesis indica que la causación ascendente a un nivel génico u orgánico puede determinar diferencias en los rangos de especiación y/o extinción dentro de un grupo monofilético” (Vrba, 1984:325).

Examinemos con un ejemplo la propuesta de Vrba. Consideremos la distribución geográfica que ocupa una especie particular y denominemos a ese dato carácter A. En este ejemplo, A representa la distribución geográfica de una población de crustáceos en la costa Atlántica. En palabras de Vrba, A representa un carácter poblacional emergente, es decir, no definible a partir de la suma de los organismos componentes. El carácter

A resulta de la distribución e interacción entre los organismos. Si transformamos este modo de caracterizar *A* en un criterio para la especificidad de la selección a nivel de especies, éste puede expresarse del siguiente modo:

a) Si *X* es un caso de selección de especies, entonces debe existir un carácter *A* emergente a ese nivel.

La noción de emergencia defendida por Vrba está asociada a la caracterización de las interacciones y distribuciones entre los niveles inferiores de organización: "No hay nada místico en las propiedades emergentes de las especies. Éstas incluyen caracteres a nivel de la especie que se originan de la distribución e interacción entre los organismos" (Vrba, 1984: 323). Este tipo de justificación de la emergencia sugiere una particular relación con la cuestión de la irreductibilidad. Para algunos autores, una de las principales atracciones del criterio de caracteres emergentes de Vrba es su capacidad para identificar casos específicos de selección a nivel de las especies sobre la base de la no reductibilidad de los caracteres emergentes a un nivel evolutivo inferior. Así, por ejemplo, Gould afirma: "El enfoque de caracteres emergentes de Vrba establece un criterio obvio de irreductibilidad, porque el rasgo causante de la selección a nivel de especie ni existe ni tiene representación alguna al nivel orgánico convencional" (2004: 693). Desde esta visión, es comprensible que el criterio de caracteres emergentes se presente como un argumento

central en la confrontación con estrategias biológicas reduccionistas sobre las unidades de selección.

Sin embargo, hay una importante consideración en el enfoque de Vrba que no concuerda claramente con la interpretación de Gould. Vrba afirma: "Vrba y Eldredge (1984) han sostenido que el término "carácter emergente" no implica necesariamente irreductibilidad *a* o impredecibilidad *de* los fenómenos a niveles inferiores. Este término implica que el carácter está emparentado con una función de composición no-aditiva de los caracteres en niveles inferiores" (Vrba, 1984: 324). Pero entonces ¿por qué el enfoque de caracteres emergentes da lugar a la sugerencia de Gould de que estamos en presencia de un "criterio obvio de irreductibilidad"? Esta sugerencia, que discutiremos a continuación, hemos optado por llamarla "emergentismo modélico" cuyo argumento central resumimos así: *el reto fundamental para cualquier apelación a la emergencia mínimamente satisfactoria consiste en mostrar que una explicación genuina de la selección superior no puede ser reducible a interacciones entre componentes orgánicos*. Así, desde esta perspectiva, defender un auténtico proceso de selección a nivel de especies exige mostrar que tal proceso no puede efectivamente reducirse a niveles inferiores de selección. Este argumento, a nuestro juicio, fuerza demasiado la propuesta de Vrba e implica adoptar supuestos muy controvertidos acerca de la irreductibilidad. Nuestro punto de vista es que su concepto de

emergencia no tiene por qué comprometerse con una tesis de irreductibilidad radical. Para la elucidación de esta cuestión nos parece crucial una reflexión crítica sobre la naturaleza de la selección de especies como una hipótesis causal explicativa que supere la manera tradicional de entender su relación con la emergencia.

En primer lugar, como ya lo mencionamos antes, el significado causal del mecanismo de la selección natural a cualquier nivel jerárquico se basa en la idea de caracteres emergentes heredables que interactúan con el entorno. Así, éste es un supuesto clave con respecto a la distinción entre los cambios evolutivos producidos de forma selectiva (causal) y los que son producto de mecanismos no darwinianos de cambio. Sobre la base de tal supuesto, la emergencia no sólo sustenta inferencias relativas a la especificidad de la selección a nivel de las especies, sino también, y en general, al estatus causal de la operación del mecanismo de la selección natural. Este vínculo revela, a nuestro juicio, algunas implicaciones interesantes.

En la propuesta de Vrba la determinación de caracteres emergentes a cualquier nivel jerárquico está conectada con la estructura causal-determinista subyacente de la selección. En otras palabras, la tesis de los caracteres emergentes tiene implicaciones de fondo para la identificación de la causalidad con la naturaleza determinista de los modelos de selección:

“No acepto el razonamiento de Cracraft (1982) de concebir la selección de especies como un patrón. La selección de especies puede ser formulada libre de una tautología como un proceso causal por referencia a los caracteres de las especies y a sus interacciones con el entorno. [...] Sostengo que tenemos ya varios modelos determinísticos de tasas de especiación y extinción. (1) La hipótesis de la selección de especies es uno. Ésta involucra causación a nivel de las especies que se deriva de la variación en los caracteres emergentes de las especies, en analogía con los procesos familiares que ocurren a nivel de los fenotipos orgánicos. (2) La hipótesis de efecto es otro. Donde se propone una directa y sistemática causación ascendente de los caracteres desde los niveles inferiores” (Vrba, 1984: 326).

Ahora bien, ¿cómo compagina Vrba tal estructura causal-determinista con el emergentismo? La propuesta de Vrba consiste en sostener que una vez que se considera el emergentismo (la variación de caracteres fenotípicos emergentes) como una explicación de los procesos de selección a partir de la distribución e interacción entre sus partes componentes, es posible defender una conexión causal entre todos y cada uno de los niveles de organización y de las unidades que constituyen dichos niveles. Cuando el proceso a explicar es a nivel de las especies, la causalidad de tal proceso se desprende de la distribución e interacción entre los organismos. La causalidad a la que se refiere Vrba no puede

desligarse del emergentismo. Sin embargo, al sostenerse sobre la base de cierta conexión causal entre los niveles y sus entidades constituyentes, dicho emergentismo sí puede desligarse de la pretensión de irreductibilidad.

De lo expuesto hasta aquí podemos concluir que la interpretación de Gould sobre el carácter irreductible de la propuesta de Vrba no es consistente con su visión sobre la emergencia. La implicación de los caracteres emergentes en la manera en que Vrba define la naturaleza causal de los procesos de selección sugiere que la irreductibilidad no es un aspecto central de la emergencia, por lo que la afirmación de Gould de que se trata de una referencia "obvia" no nos parece correcta.

A continuación, examinaremos la perspectiva de Gould sobre la especificación de los procesos de selección superior.

### **5. Gould y el carácter irreductible de la emergencia**

La propuesta de S. J. Gould, conocida como *criterio de aptitudes emergentes*, reconoce muchos antecedentes. Según la opinión de Gould (2004: 688) los estudios emergentistas en biología evolutiva se agrupan en dos grandes marcos de investigación: el criterio de *caracteres emergentes* de Vrba por un lado, y el de *aptitudes emergentes* por otro, encabezado por los desarrollos de Lewontin (1970), Arnold y Fristup (1982), Damuth

(1985), Damuth y Heisler (1988), Lloyd (1988), Lloyd y Gould (1993), Gould y Lloyd (1999), entre otros.

En el curso de las discusiones sobre la identificación de los niveles de selección superior, Gould esgrimió varios argumentos a favor del criterio emergentista defendido por Vrba, pero luego comenzó a apartarse de este enfoque. A esto le siguió la elaboración de otra concepción sobre la emergencia que, como él mismo cuenta, fue tomando cuerpo a lo largo de sus trabajos con E. Lloyd. Esta concepción se conoce como "criterio de aptitudes emergentes" y es definida por Gould de la siguiente manera: "[...] según el criterio más amplio de la aptitud emergente, cualquier rasgo específico que confiera una aptitud irreducible a propiedades orgánicas en la interacción de una especie con el entorno define un auténtico proceso de selección a nivel de especie, sea o no emergente el rasgo en cuestión" (2004: 690). Reflexionando sobre este cambio en la conceptualización de la emergencia, Gould ha recalcado su desacuerdo con Vrba al afirmar que el criterio de caracteres emergentes despliega una visión emergentista demasiado restrictiva al "descartar una amplia variedad de rasgos que intuitivamente contemplamos como poblacionales, pero que no son producto de una interacción no lineal de subpartes, por lo que no pueden calificarse de emergentes según Vrba (ni según la definición estándar del importante concepto de emergencia en filosofía)" (2004: 690). Este argumento, esgrimido contra el criterio de Vrba, define los lineamientos básicos de su análisis sobre

la emergencia. La dificultad que Gould reconoce en restringir la emergencia a la existencia de caracteres emergentes descansa, en primera instancia, en la presuposición de que Vrba establece una forma de irreductibilidad no de índole parcial, sino total o radical; en sus propios términos en que implica "un criterio obvio de irreductibilidad".

Es importante subrayar que, pese a su objeción a la condición de irreductibilidad de los caracteres, la especificación de aptitudes emergentes a nivel de especies basada en la irreductibilidad de la emergencia constituye para Gould un requisito necesario: "el criterio más amplio de Lloyd (de aptitudes emergentes) también establece la irreductibilidad, aunque el rasgo correlacionado con la aptitud a nivel de especie sea reducible a la aptitud orgánica" (2004: 693). Es por esta razón que Gould afirma que el criterio de aptitudes emergentes no implica cabalmente un rechazo de las ideas de Vrba, sino una ampliación de éstas: "(tal criterio) no refuta a Vrba, sino que, más bien, el dominio propio de Vrba constituye un subconjunto de "casos ideales" en la formulación de Lloyd. En este sentido crucial, ambas teorías se engranan lógicamente" (2004: 688).

La centralidad de la irreductibilidad de la emergencia para la especificación de la selección de especies, manifiesta en Gould, puede verse como un "emergentismo modélico": *el reto fundamental para cualquier apelación a la emergencia mínimamente satisfactoria en biología*

*evolutiva consiste en mostrar que no es posible ofrecer una explicación genuina de la selección superior que sea reducible a las interacciones entre componentes orgánicos.* Sin embargo, como intentamos mostrar antes, el criterio de Vrba no parece "engranar lógicamente" con esta visión emergentista. Gould considera, en cambio, que aunque Vrba condiciona la selección de especies a un dominio "demasiado restrictivo", su teoría posee la característica de resguardar el requisito de la irreductibilidad y de constituir una extensión del campo de aplicaciones del enfoque de Vrba, proponiendo "el criterio más amplio de la aptitud emergente" (2004: 690). Un ejemplo de aptitud emergente es la tasa de especiación. La condición emergente de dicha tasa reside para Gould en que pertenece a la especie como un rasgo distintivo y específico de ésta y que, por tanto, no puede reducirse al nivel inferior de la selección orgánica.

La observación de que la selección superior requiere propiedades irreducibles a niveles inferiores de organización biológica tiene importantes consecuencias en la forma de entender la dinámica de confrontación entre SMN1 y SMN2. Como vimos antes, el problema que caracteriza a SMN2 es cómo explicar los procesos de selección de nivel superior sin invocar una dependencia al nivel de los organismos. Así, la creencia de que a nivel de las especies existen componentes irreducibles a niveles evolutivos inferiores constituye una estrategia importante de explicación en el seno de SMN2. Pero el

emergentismo propuesto por Gould no sólo se toma como punto de partida para suministrar tales explicaciones, sino que también presupone que la discusión biológica sobre la emergencia es preeminentemente ontológica, en el sentido de que la especificación de propiedades emergentes a nivel de las especies implica la existencia real de estas entidades como unidades de selección. Suárez y Martínez (1998: 365) expone esta cuestión de manera clara: "Su compromiso ontológico se manifiesta [...] en el concepto de propiedades emergentes, esto es, propiedades que emergen en un nivel dado de organización y que no son el resultado de las interacciones entre las propiedades de las partes de un nivel inferior".

El debate sobre el modo en que es comprendida la emergencia trae a colación las visiones descritas antes: un emergentismo *fuerte u ontológico* donde el requisito de la irreductibilidad es de suma importancia, y un *emergentismo débil o epistemológico* compatible con un cierto reduccionismo en el sentido de que los procesos de selección superior pueden formularse en términos de interacciones entre las propiedades de las entidades de niveles inferiores. Ambas definiciones se corresponden en cierta forma a los sentidos de irreductibilidad que distingue Gould:

"Desafortunadamente, la terminología de esta area está plagada con una confusión central [...]. Términos como "selección interdémica" o "selección de especies" suelen ser usados en un

sentido puramente descriptivo, cuando la clasificación entre individuos de nivel superior puede derivarse exclusivamente de la operación de la selección natural a nivel de los organismos. Tales casos son explicados por la selección darwiniana, aunque son irreducibles a nivel orgánico. Los mismos términos han sido restringidos a casos de individuos de nivel superior actuando como unidades de selección. *Tales situaciones son no-darwinianas e irreducibles bajo este criterio fuerte.* [...] Dado que estas cuestiones que involucran el foco de la selección son tan cruciales en la teoría evolucionista, *sugiero que estos términos [reducible e irreducible] sean usados sólo en un sentido fuerte y restringido*" (1982: 384).

El enfoque de aptitudes emergentes de Gould presupone un sentido fuerte de irreductibilidad como la única vía para fundamentar el carácter explicativo y ontológico de los procesos de selección superior dentro del marco de SMN2. Un sentido débil de irreductibilidad, en cambio, puede verse como una forma de emergentismo epistemológico caracterizado por la formulación de un cierto nivel de dependencia de los procesos superiores a los inferiores, tal como establece SMN1: la especificación de procesos de selección a nivel de las especies está condicionada al efecto de la pertenencia a una entidad superior *sobre* la aptitud orgánica.

Para Gould, la controversia sobre el modo de irreductibilidad de las propiedades emergentes implica un reto de gran envergadura para el poder



explicativo del enfoque darwiniano tradicional en el que se enmarca SMN1. Su crítica a la caracterización y evaluación de la selección superior desde la perspectiva de SMN1 se ha centrado básicamente en cierta condición de derivabilidad de tal selección a propiedades orgánicas. Frente a esto, Gould ha defendido la idea de la autonomía causal de la selección de especies sobre la base de propiedades emergentes irreductibles a nivel superior.

Ahora bien, defender la autonomía evolutiva de la selección superior en términos de SMN2 respecto de SMN1 no implica, para Gould, sostener la validez explicativa de ambos enfoques: las explicaciones de SMN1 nunca pueden llegar a capturar las propiedades que a nivel de las especies mantienen su compleja cohesión como entidades evolutivas. Esta visión de la autonomía evolutiva, distante de la convivencia de explicaciones alternativas, es compatible con su crítica al convencionalismo, ilustrada a través de la metáfora del cubo de Necker.<sup>11</sup> El emblema del convencionalismo que Gould combate es expresado por R. Dawkins (1982), quien al desafiar tal autonomía, argumenta que todo proceso de selección superior puede ser caracterizado alternativamente en términos de selección operando en niveles evolutivos inferiores.

Según Gould, la selección superior tiene tal dinámica e individualidad evolutiva propia que "no puede ya minimizarse como una anomalía arrinconable" (2004: 680). Sin embargo, nos interesa apuntar que su defensa de una

irreductibilidad fuerte de las propiedades emergentes puede reformularse como un argumento a favor del carácter "anómalo" de la emergencia (entendida ésta como un fenómeno disparador de ampliaciones y modificaciones de los supuestos convencionales aceptados). La tradicional forma kuhneana de entender el significado de anomalía permite elaborar mejor el sentido de autonomía propuesto. Frecuentemente, la existencia de anomalías, nos dice Kuhn (1975), pone en entredicho generalizaciones explícitas y fundamentales de un paradigma. Llegados a ese punto se torna más incierta la eficacia de las reglas de resolución de un paradigma, lo que desencadena que el abordaje de las anomalías se vea asaltado temporalmente por la irrupción de enfoques teóricos alternativos. Es así como en este período predomina la ausencia de consenso. Las anomalías, argumenta Kuhn, pueden ser registradas como enigmas que no conducen necesariamente a una crisis, o bien, desde otra perspectiva, pueden ser concebidas como ejemplos en contrario que inducen al cuestionamiento crítico de las previsiones arraigadas en el paradigma vigente.

Ahora bien, la formulación de un sentido fuerte de irreductibilidad con respecto a las propiedades emergentes se contrapone al nexo que Gould traza entre la visión convencional darwiniana de la selección superior (presupuesta en SMN1) y la idea de una reducción de tal selección al nivel de los organismos. Contra este telón de fondo, Gould resalta su caracterización de

la emergencia. Pero los desacuerdos que se originan entre su enfoque y tal nexo no dependen únicamente de cómo se defina la emergencia, sino también del modo de aislar y examinar las previsiones (reduccionistas) que subyacen a los criterios aceptados en el marco de SMN1. En la revisión de tales previsiones, el carácter irreductible de la emergencia conduce a un cuestionamiento que Gould juzga promisorio y significativo para una ampliación y modificación de los supuestos aceptados. Claramente, el tipo de argumento que emplea para fundamentar la autonomía de SMN2 pretende subrayar la existencia de las propiedades emergentes no como meros enigmas teóricos, sino como fenómenos evolutivos que ponen en cuestión el cuerpo de compromisos (reduccionistas) aceptados por SMN1 de acuerdo con la interpretación ortodoxa de la selección natural.

### **Conclusiones**

Hemos podido observar el rol de los significados asociados con la selección de multinivel en el desarrollo de la polémica sobre la emergencia evolutiva. Es en el marco de la investigación sobre ciertos aspectos conceptuales de la selección de multinivel en donde encauzamos el abordaje y estudio de las perspectivas emergentistas de Vrba y Gould. En el planteamiento de estos aspectos, destacamos cómo las modalidades de interpretación SMN1 y SMN2 acompañan y condicionan las caracterizaciones de la selección superior y los

criterios propuestos para su especificación. En esta tarea también se pudo subrayar el papel que desempeña la noción de irreductibilidad de las propiedades emergentes para la especificación del concepto de autonomía evolutiva de la selección superior en términos de SMN2 respecto de SMN1. Esta noción, que cumple una función primordial en el debate sobre el poder explicativo del enfoque darwiniano tradicional, permite desarrollar una estrategia de explicación en el seno de SMN2 con importantes implicaciones epistémicas y ontológicas. En este trabajo procuramos poner de relieve tales implicaciones mediante el análisis de un sentido fuerte u ontológico de emergencia en la propuesta de Gould. Vimos cómo su criterio de aptitudes emergentes presupone este sentido (que hemos definido en términos de un "emergentismo modélico") para la fundamentación del carácter autónomo de los procesos de selección superior dentro del marco de SMN2. A su vez, intentamos subrayar las diferencias de este criterio con otra interpretación de la emergencia y del problema de la irreductibilidad. Para elucidar esto dentro del marco de la selección de multinivel, evaluamos previamente la propuesta de Vrba y su explicación de los procesos de selección a partir de la distribución e interacción entre las propiedades de las partes de niveles inferiores. Al respecto, hemos podido observar que la motivación central del enfoque emergentista de Vrba se funda en la caracterización de la estructura causal-determinista subyacente de la operación de la selección a cualquier nivel jerárquico. Al sostenerse sobre la

base de tal conexión causal, su emergentismo puede desligarse de la aclamada pretensión de irreductibilidad como requisito necesario para la autonomía evolutiva de la selección superior.

### Notas

1. Véase Silberstein y McGreever (1999).
2. Si se desea consultar bibliografía sobre los diferentes modos en que puede definirse la aptitud reproductiva, véase Arnold y Fristup (1982), Sober (1984), Damuth y Heisler (1988), y Rice (2004). Al respecto Sober (1981: 107) considera que: "La definición [de selección de grupo] debería permitirnos distinguir los cambios en las propiedades del grupo que obedecen a la selección de grupo de los cambios que se deben a procesos que operan en un nivel inferior de organización".
3. "La multiplicación de los grupos tiene que ser vista como la producción de uno o más grupos discretos nuevos. Como en el caso de la aptitud orgánica, la aptitud grupal-grupal es considerada a partir del número de nuevos grupos discretos [...]" (Mayo y Gilinsky, 1987: 517).
4. Véase, por ejemplo, Salt (1979), Vrba (1989), Lloyd (1988), Eldredge (1989), y Grantham (1995).
5. La fuente de inspiración del análisis de Okasha es la distinción trazada por Damuth y Heisler (1988) entre selección de multinivel [1] y selección de multinivel [2].
6. El término escogido por Damuth y Heisler para referirse a las unidades de nivel superior es "grupo", mientras que emplean "individuo" para aludir a las unidades de nivel inferior.
7. Gould (2004: 631) opta por llamar "individuo" a la unidad de selección generalizada a todos los niveles jerárquicos.

8. Véase también Vrba (1980, 1984), y Vrba y Eldredge (1984).
9. La cursiva no pertenece al original.
10. Véase Vrba y Eldredge (1984).
11. Véase Gould (2004: 698).

### Bibliografía

- Arnold, A.J., y Fristup, K. (1982) "The Theory of Evolution by Natural Selection: A hierarchical Expansion", *Paleobiology* 8, 113-29.
- Brandon, R. N. (1982) "Levels of Selection", *Proceedings of the Philosophy of Science Association* vol. 1, East Lansing, MI: Philosophy of Science Association, 315-23.
- Damuth, J. y Heisler, I. L. (1988) "Alternative Formulations of Multi-level Selection" *Biology and Philosophy* 3, 407-30.
- Dawkins, R. (1982) *The Extended Phenotype*. Nueva York: Oxford Univ. Press.
- Eldredge, N. (1989) *Macroevolutionary Dynamics: Species, Niches and Adaptive Peaks*, New York: McGraw-Hill.
- Goodnight, C. J., Schwartz, J. M., y Stevens, L. (1992) "Contextual Analysis of Models of Group Selection, Soft Selection, Hard Selection, and the Evolution of Altruism", *American Naturalist* 140, 743-61.
- Gould, S. J. (1980a) "Darwinism and the Expansion of Evolutionary Theory", *Science* 216, 380-387.
- \_\_\_\_\_(1982b) "The Meaning of Punctuated Equilibrium and its Role in Validating a Hierarchical Approach to Macroevolution", en R. Milkman (eds.) *Perspectives on Evolution*, Sunderland MA: Sinauer, 83-104.

- \_\_\_\_\_y Lloyd E. A. (1999) "Individuality and adaptation across levels of selection: how shall we name and generalize the unit of Darwinism?" *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 96: 11.904-11.909.
- \_\_\_\_\_ (2004) *La Estructura de la Teoría de la Evolución*, Traducción de Ambrosio García Leal. Editorial Tusquets.
- Grantham, T. A. (1995) "Hierarchical Approaches to Macroevolution: Recent Work on Species Selection and the Effect Hypothesis", *Annual Review of Ecology and Systematics* 26, 301-21.
- Hempel, C. G. (1979) *La explicación científica. Estudios sobre la filosofía de la ciencia*, trad. de Hempel 1965. Buenos Aires. Paidós.
- Jablonski, D. (1987) "Heritability at the Species Level: Analysis of Geographic Ranges of Cretaceous Mollusks", *Science* 238, 360-3.
- Kuhn, T.S. (1975) *La estructura de las revoluciones científicas*, trad. Agustín Contín de Kuhn 1962. México. FCE.
- Lewontin, R. C. (1970) "The Units of Selection", *Annual Review of Ecology and Systematics* 1, 1-18.
- Lloyd, E. A. (1988) *The Structure and Confirmation of Evolutionary Theory*, New York: Greenwood Press.
- \_\_\_\_\_y Gould. S. J. (1993) "Species Selection on Variability", *Proceedings of the National Academy of Sciences* 90, 595-9.
- Mayo, D. G., y Gilinsky, N. L. (1987) "Models of Group Selection" *Philosophy of Science* 54, 515-38.
- Okasha, S. (2001) "Why Won't the Group Selection Controversy Go Away?", *British Journal for the Philosophy of Science* 52, 1, 25-50.
- \_\_\_\_\_ (2006) *Evolution and the Levels of Selection*, Oxford, University Press.
- \_\_\_\_\_ (2009) "Individuals, groups, fitness and utility: multi-level selection meets social choice theory", *Biol Philos* 24:561-584.
- Rice, S. (2004) *Evolutionary Theory*, Sunderland MA: Sinauer.
- Salt, G. W. (1979) "A comment on the use of the term "emergent properties", *American Naturalist* 113, 145-8.
- Silberstein, M y McGeever, J. (1999) "The Search for Ontological Emergence", *The Philosophical Quarterly*, 49, 182-200.
- Sober, E. (1981) "Evolutionary theory and the ontological status properties", *Philos. Stud.*, 40: 147-176.
- \_\_\_\_\_ (1984) *The Nature of Selection*, Chicago: Chicago University Press.
- \_\_\_\_\_ (1996) *Filosofía de la biología*. Alianza Editorial, S. A., Madrid.
- Stanley, S. M. (1979) *Macroevolution: Pattern and Process*, San Francisco: Freeman.
- Suárez, E y Martínez, S. F. (1998) "El problema del reduccionismo en biología: tendencias y debates actuales", en Martínez y Barahona (comps.), *Historia y explicación en biología*. Universidad Nacional Autónoma de México/Fondo de Cultura Económica, México.
- Vrba, E. S (1983) "Macroevolutionary trends: new perspectives on the roles of adaptation and incidental effect", *Science* 221: 387-389.
- \_\_\_\_\_ (1984) "What is Species Selection", *Systematic Zoology* 33, 318-28.

\_\_\_\_y Eldregde, N. (1984) "Individuals, hierarchies and processes; towards a more complete evolutionary theory", *Paleobiology* 10, 146-171.

\_\_\_\_y Gould, S. J. (1986) "The Hierarchical Expansion of Sorting and Selection", *Paleobiology* 12, 217-28.

\_\_\_\_(1989) "Levels of Selection and Sorting with Special Reference to the Species Level", *Oxford Surveys in Evolutionary Biology* 6, 11-68.

Williams, G. C. (1966) *Adaptation and the Natural Selection*, Princeton: Princeton University Press.

Wilson, D. S. (1975) "A Theory of Group Selection", *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 72, 143-6.

Wimsatt, W. (1996) "Aggregativity: Reductive Heuristics for Finding Emergence", *Philosophy of Science* 64, 372-84.