

LA RELACIÓN DISCIPLINAR ENTRE LA GENÉTICA DE POBLACIONES Y LA PALEONTOLOGÍA EN EL MARCO DE LA TEORÍA SINTÉTICA DE LA EVOLUCIÓN

Guillermo Folguera¹ & Federico di Pasquo²

RESUMEN

En este trabajo se estudia la relación disciplinaria entre la genética de poblaciones y la paleontología analizando las dimensiones epistemológicas, ontológicas y metodológicas. Con ese fin, son reconocidas tres caracterizaciones que se han propuesto en la segunda mitad del siglo XX: dos de ellas realizadas por científicos que formaron parte de la teoría sintética de la evolución, mientras que la restante fue sostenida a partir de la década del 70' por investigadores que cuestionaron estas propuestas hegemónicas. Nuestro análisis muestra que las relaciones epistemológicas presentan importantes diferencias en los tres escenarios estudiados, aunque contrariamente, los aspectos ontológicos y metodológicos en general muestran importantes similitudes en cuanto a la relación entre la genética de poblaciones y la paleontología.

Palabras-clave: genética de poblaciones, paleontología, relaciones disciplinares, metábasis.

THE DISCIPLINARY RELATIONSHIP BETWEEN POPULATION GENETICS AND PALEONTOLOGY IN THE FRAMEWORK OF THE EVOLUTIONARY SYNTHESIS THEORY

In this article, we analyze epistemological, ontological and methodological dimensions of the relationship between genetic of population and paleontology. To this end, we recognize three different positions that were proposed during XX century. Two of them are suggested since researchers of Evolutionary Synthesis. In opposition, another proposal was performed by research workers that inquire about hegemonic positions since the 70's decade. This study shows that while in case of ontological and methodological aspects no differences are detected among analyzed cases, epistemological aspect present important differences among three positions about genetic of population and paleontology relationship.

Kew-words: genetic of population, paleontology, relationship between disciplines, metabasis.

¹ Grupo de Investigación de Historia y Filosofía de la Ciencia. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. Argentina. E-mail: guillefolguera@yahoo.com.ar

² Laboratorio de Ecofisiología Animal. Facultad de Ciencias de la Pontificia Universidad Católica de Chile.

1. INTRODUCCIÓN

En los últimos dos siglos, la biología ha sufrido una notable expansión teórica que fue acompañada por la aparición y consolidación de diversas subdisciplinas que proliferaron en su seno (biología molecular, genética, genética de poblaciones, macroecología, por sólo nombrar algunas de ellas). Inevitablemente, la proliferación de estos campos disciplinares condujo a la coexistencia de marcos teóricos diferentes asociados a los fenómenos de la vida. De este modo, fueron estableciéndose relaciones complejas entre algunas de las subdisciplinas, ofreciendo así un desafío interesante para el análisis filosófico.

Ahora bien, ¿cómo abordar esta problemática? ¿Qué tipo de relaciones deben esperarse entre las subdisciplinas que forman parte de la biología? Como el lector atento habrá notado, nos hemos referido a “relaciones disciplinares” en términos generales y no meramente a las relaciones establecidas entre las teorías que componen a las disciplinas. La razón de ello descansa en que el interés de este trabajo no es agotar el análisis sobre los aspectos epistemológicos, sino también estudiar sus características metodológicas y ontológicas, frecuentemente menoscabadas en una parte importante de los trabajos de filosofía de la ciencia. Para ello, se estudiará una de las relaciones disciplinares de mayor relevancia en la biología durante el siglo XX: la dada entre la genética de poblaciones y la paleontología. De esta manera, se propone indagar acerca de las características de esta relación en sus dimensiones epistemológicas, ontológicas y metodológicas. Con este fin, el trabajo se organiza en tres secciones. En primer lugar, se presentará brevemente lo que será entendido como el fenómeno de metábasis en las relaciones disciplinares. En una segunda instancia estudiaremos las características de la relación disciplinar mencionada, según los diferentes abordajes que se presentaron en la segunda mitad del siglo XX. Por último, son presentadas algunas conclusiones generales de la naturaleza de las relaciones disciplinares.

2. “MARCAS” DE ASIMETRÍA: EL CASO DE LA METÁBASIS

Al pensar las relaciones disciplinares en sus diferentes dimensiones (epistemológica, ontológica y metodológica) un primer interrogante es: ¿qué tipo de relaciones asimétricas podemos encontrar? O de otro modo, ¿sobre cuáles elementos debemos centrar nuestra atención de modo de comprender mejor su naturaleza relacional? En esta dirección, un primer elemento que puede servirnos de indicador es la presencia de conceptos y/o de teorías en una disciplina provenientes de otra.

Estos signos o “marcas”, sin embargo, no parecen ser ni indicadores suficientes ni necesarios de una relación asimétrica entre dos disciplinas. De hecho, estas “marcas” se encuentran con cierta frecuencia en la historia de la ciencia, por lo que surge el interrogante acerca de cuándo su presencia ha contribuido efectivamente

al incremento del conocimiento científico. Pese al interés de dicha incógnita, no es sobre él que queremos centrarnos.

De hecho, para los casos analizados obviaremos una valoración acerca de si las incorporaciones han sido exitosas o no, para centrarnos más bien en las implicancias que su inclusión produce sobre la relación establecida entre la disciplina que “importa” y la que “exporta” el concepto y/o la teoría. A esta situación la denominaremos a través del concepto de metábasis, un término “prestado” justamente de otra disciplina, la lingüística. Aunque las acepciones de este concepto son múltiples en la bibliografía, con cierta frecuencia se hace hincapié en que la misma representa un “salto” entre categorías lingüísticas, lo que en nuestro contexto será dado por los desplazamientos de conceptos y/o teorías entre áreas diferentes de investigación.

Esta metábasis de la metábasis, es realizada en este trabajo a los fines de poder profundizar en el análisis de algunas características de las relaciones disciplinares en el seno de la biología que no han ocupado el lugar esperado en una parte importante de las investigaciones del área de la filosofía de la ciencia. Continuemos ahora con el análisis de la relación establecida entre la genética de poblaciones y la paleontología.

3. GENÉTICA DE POBLACIONES Y PALEONTOLOGÍA, UNA RELACIÓN ASIMÉTRICA.

La relación que aquí analizaremos está dada entre dos disciplinas centradas en la problemática de la evolución, eje central de la biología en el siglo XX. Sin embargo, las disciplinas presentan diferencias no sólo en lo referente a su metodología y a las teorías que la conforman, sino también en cuanto a las entidades con las que operan. Mientras que la genética de poblaciones lo ha hecho con entidades correspondientes a lo que podemos entender como niveles jerárquicos inferiores (comprendidos entre los genes y la población), en el caso de la paleontología se analizan entidades propias de jerarquías superiores al nivel específico.

Sin embargo, a los fines de caracterizar las relaciones que presentan ambas áreas en las diferentes dimensiones, debemos reconocer al menos tres tipos diferentes de relaciones que se han propuesto en la segunda mitad del siglo XX. ¿Cuáles son estas tres posiciones? En primer lugar, se presenta la correspondiente a la primera etapa de la teoría sintética de la evolución (TSE), protagonizada por los científicos fundadores, de formación genética tal como T. Dobzhansky, o de formación paleontológica como G. G. Simpson. En la misma parece sostenerse una caracterización de la paleontología como, básicamente, un campo fenoménico.

En segundo lugar, contemporánea a esta primera propuesta, algunas posiciones de menor importancia dentro del ámbito académico, pero de mayor en los

ámbitos de divulgación y de educación universitaria han sostenido que, si bien la paleontología no debe ser reducida a un campo fenoménico, sus teorías deben ser “importadas” de la genética de poblaciones (Cf. Strickberger, 1993; Benton, 1995).

La tercera posición está representada por aquellos investigadores que “reaccionaron” frente a la posición hegemónica esgrimida por los fundadores de la TSE. Esta última posición ha tratado de reivindicar no sólo la naturaleza de un campo fenoménico propio de la paleontología (que también fue cuestionado oportunamente frente al correspondiente de la genética de poblaciones), sino también la necesidad de contar con una base teórica propia. Veamos a continuación los tres aspectos propios de la relación entre disciplinas para cada una de las posiciones mencionadas.

3.1. Relaciones epistemológicas

A partir de las décadas del 30’ y del 40’, el marco teórico de la genética de poblaciones se consolidó dentro del *núcleo duro* de la TSE, desplazando al de otras disciplinas tales como la paleontología o la sistemática (Depew y Werber, 1996; Mayr, 1982). Junto a este desplazamiento, en general se sostuvo una extrapolación de las teorías generadas a la luz de la evolución de las poblaciones (microevolución) a la evolución de los niveles jerárquicos superiores (macroevolución) (Eldredge y Tattersall, 1986). En esta posición, la paleontología fue reducida a la presentación de los fenómenos macroevolutivos que eran analizados desde los propios mecanismos microevolutivos (selección natural, deriva génica, migración y/o mutación) (Bowler, 1998).

De este modo, entre 1940 y 1970, la paleontología reducía su naturaleza disciplinar a la de un campo fenomenológico. Dado que el propio motor darwinista fue la variabilidad de los fenómenos de lo viviente, es la variabilidad la que el neodarwinista intentará ubicar como el material fenoménico a ser explicado. A la variabilidad del pasado, sólo el registro fósil podría dar debidamente cuenta y con él la paleontología encontraba su propio rol disciplinar.

Del mismo modo, la sistemática – una de las disciplinas fundantes de la biología moderna – es la que presenta la variabilidad existente en la actualidad. La paleontología parece ocuparse así, “simplemente” sobre qué hubo, esto es, la variabilidad de la vida a través del tiempo, sin la posibilidad de dar cuenta de las causas eficientes que le dan origen a dicha variabilidad (Folguera y Lipko 2007).

En este mismo período surge una variante de esta posición. Esta alternativa, más cercana a la divulgación o a ámbitos educativos universitarios que propiamente a los sectores académicos, se ha dado al aplicar teorías de la genética de poblaciones (y en ocasiones por medio de una terminología prestada de la ecología de comunidades), no al ámbito poblacional sino a los niveles superiores. Esta segunda posición continúa poniendo el acento en las teorías de la genética de poblaciones, pero ahora incorporándolas al propio *corpus* teórico de la paleontología.

Veamos un caso ejemplar, el análisis realizado por Strickberger (1993) en su libro *Evolución* sobre el ingreso de los mamíferos placentarios a América. En el mismo presenta una aplicación directa de teorías propias de la genética de poblaciones (tal como el caso de la selección natural) a otras unidades que no corresponden a las variantes poblacionales: “La razón el éxito y la diversidad de los marsupiales carnívoros producidos guante su radiación Australiana puede atribuirse a la ausencia de rivales placentarios” (Strickberger 1993, p. 390).

Del mismo modo: “La extinción de los marsupiales se debió parcialmente a la competencia de los placentarios norteamericanos, más avanzados” (Strickberger 1993, p. 392). A partir de una analogía con la selección natural y utilizando una terminología “importada” de la ecología de comunidades (competencia interespecífica), esta posición presenta escenarios selectivos no sólo entre grupos diferentes dentro de una población, sino también entre *taxa* muy alejados evolutivamente. En esta línea argumental, se presentan escenarios en donde una determinada especie posee ventajas adaptativas respecto a otra, o bien que una *taxa* (en el caso analizado el linaje de los placentarios) posee mayores adaptaciones al ambiente que otra (en el ejemplo, los marsupiales). De este modo, esta posición se acerca bastante bien a lo que hemos planteado como metábasis en la primera parte del trabajo, en la medida en que son “importadas” de manera directa teorías de otra área o disciplina.

Diferente es el escenario generado a partir de las propuestas originadas en la década del 70'. Este “movimiento” intelectual que se iniciaba a partir de los trabajos de paleontólogos (Gould, Eldredge, Tattersall, Vrba) y genetistas (Lewontin), intentó cierto “quiebre” con el período anterior centrado en la propuesta que la paleontología cuente con un campo teórico “propio”. A los fines del presente trabajo, debemos centrarnos en las características generales de dicho campo teórico acerca de los mecanismos evolutivos, en relación al propio dado por la genética de poblaciones. En un trabajo anterior hemos abordado las numerosas similitudes que el marco teórico propuesto por los representantes de la década del 70' posee con el conjunto teórico de la genética de poblaciones (Folguera y Lipko 2007). Se trata de la aplicación de términos y teorías análogas (no necesariamente idénticas) a los diferentes niveles jerárquicos, aunque manteniendo en todos los casos un nivel fundante. Es interesante cómo dichas posiciones, aún diferentes a las anteriores, pueden reflejar casos de metábasis, aún con algunas variantes respecto de la anterior. ¿Por qué caracterizar de metábasis la posición de estos autores? ¿Qué razones tenemos para ello? Ciertamente es que la aplicación de ciertas teorías y/o términos que presentan similitudes entre campos diferentes como el de la genética y la paleontología requeriría un estudio minucioso a los fines de reconocer el grado de semejanza entre ambos. Pero creemos que no se debe perder de vista el objetivo inicial aquí planteado: no está en juego un análisis ocioso que busca encontrar diferencias entre las disciplinas, sino más bien nuestro interés está dado en responder

al interrogante de si estamos frente a un caso de similitud lo suficientemente claro como para que la metábasis pueda ser reconocida como tal.

Quizás el caso de mayor renombre dentro de esta problemática haya sido el del mecanismo de *sorting*, el cual presenta un esquema análogo al propio de la selección natural a escala poblacional. En este caso deseamos presentar sólo algunas evidencias que justifican la caracterización de metábasis, tales como la establecida entre selección natural en su versión microevolutiva y la selección de especies, o, en términos más generales el denominado *sorting*. En una de las definiciones se indica que:

Sorting is the pattern of differential survival and/or reproduction of entities. It occurs at levels including genes, cells, organisms, groups, and species. In contrast, selection is the interaction between heritable, varying, emergent characters of individuals and the environment that causes differences in birth and/or death rates of those individuals (Lieberman & Vrba, 1995, p.394.)

Dado que no es nuestra intención presentar aquí las diferencias entre los autores que formaron parte de esta “reacción”, nos basta con que su carácter de “analogía” o de estructura isomórfica esté claramente establecida. Y si acaso persisten ciertas dudas de ello, acudamos a las palabras de los mismos protagonistas:

Next we come to Level II-among-individual organism within individual population (or species). I have used this level (microevolution) as the general model for the structure of phenomenological levels. (Eldredge, 1982, p. 344.)

Más aún, este isomorfismo también puede verse no sólo en lo explicitado por los protagonistas, sino incluso que puede reconocerse por el “tipo” de búsqueda en relación al estudio de los agentes evolutivos. ¿A qué nos referimos? En los autores que encabezaron la reacción de los 70’ aparece como temática central la búsqueda de unidades de selección en los diferentes niveles jerárquicos (ver como ejemplos Eldredge 1982; Gould 1982; Vrba y Eldredge 1984; Vrba y Gould 1986; Lieberman y Vrba 1995). De este modo fue desviado el centro de atención de la unidad de evolución, eje central del pensamiento darwiniano (Lewontin, 2002). Así, sea a través de un planteo de ciertas teorías análogas (tales como el caso mencionado entre selección natural y *sorting*) o bien por el tipo de búsqueda (privilegiando las unidades de selección y no de evolución), estos casos de metábasis se hacen presentes en una posición que se presenta a sí misma como rupturista. Continuemos con la segunda dimensión analizada, la metodológica.

3.2. Relaciones metodológicas

La aparición de la genética permitió la consolidación de una “nueva” metodología dentro de la biología, lograda a partir del uso y análisis de animales que ocupan el rol de modelos vivos. Estos organismos poseen ciertas características privilegiadas: tiempos generacionales cortos, fácil manipulación experimental, a la vez que son capaces de poder dar cuenta de ciertos requisitos epistémicos en cuanto a variables controladas y sucesión de preguntas confirmadas-refutadas en experimentos de corta duración temporal. Pero, ¿acaso era esto exclusivo de la genética? ¿Acaso no pueden encontrarse en otras prácticas disciplinares una metodología semejante o, al menos, comparable dentro de la TSE? Sí, por supuesto.

Pero lo que hace a esta metodología verdaderamente atractiva son justamente sus alcances bajo el supuesto de actualismo. La metodología, de evidente simpleza, lograba responder a las preguntas sobre el curso de los tiempos sin abandonar el tiempo reciente. Así, se logra dar cuenta entonces de los agentes centrales que explican la evolución de lo vivo por medio de una metodología simple y, a la vez, suficiente en la propia indagación biológica. Pero, más aún, según algunos autores la metodología propuesta no se presenta como una virtud disciplinar sino que puede tratarse de un verdadero requisito. Esto puede verse expresado en textos recientes de injerencia en la comunidad científica. Por ejemplo, Futuyma menciona:

Both systematics and paleobiology make important contributions to our understanding of the *causes* – the processes – of evolution. However, understanding the details of evolutionary processes, and performing experiments to test hypotheses about causes, is mainly the realm of subdisciplines that use living organisms as their subjects. (Futuyma, 1998, p.12).

La crítica metodológica hacia la paleontología continuará flotando hasta la actualidad. Sin embargo, esta diferencia metodológica presente entre la genética de poblaciones y la paleontología, no recibirá diferencias en su valoración entre las posiciones, conservándose cierto elogio a los estudios experimentales realizados en condiciones controladas, desde la cual cualquier metodología alternativa devenía en carencia. La repetibilidad, por ejemplo, imposible frente a un sistema de cierta complejidad o en disciplinas como la paleontología, fue sostenida como un requisito por los partidarios de la TSE y sólo ocasional – y fragmentadamente – revisada por los propios protagonistas de “la reacción de los excluidos” (para profundizar las características de esta “reacción” ver Mellender de Araújo 2006).

3.3. Relaciones ontológicas

¿Qué sucedía con la ontología mientras tanto? ¿Qué era apreciado como “real” en este contexto? En términos generales, fue sostenida una asimetría

ontológica entre aquellas entidades correspondientes a los niveles inferiores y aquellas otras propias de los superiores. Así, durante el siglo XX, en diversos ámbitos y momentos fue fuertemente cuestionada la realidad de la especie, del género y de otras entidades de los niveles jerárquicos superiores, y sólo ocasionalmente las propias de los individuos y poblaciones. Más aún, los propios alcances de este compromiso no eran revisados: mientras que los epistemólogos negaban los efectos sobre la práctica científica de un compromiso ontológico con el objeto de estudio, los biólogos privilegiaron entidades correspondientes a los niveles ontológicos inferiores, exacerbados durante el siglo XX.

Una segunda posición fue sostenida por algunos científicos que propugnaron por abordajes de tipo jerárquico. Así, este tipo de abordaje fue dado por medio del concepto de emergencia, siendo una noción que aún evitando el eliminativismo reductivo jamás logró escapar de un esquema de dependencia ontológica clara (Erwin 2000; Fenzl & Hofkirchner 2000).

Una tercera posición, alternativa a las dos anteriores, fue sostenida por algunos de los científicos que formaron parte de la reacción dada en las décadas del 70' y el 80' y encabezada por el propio S. J. Gould. Los investigadores en general defendieron posiciones realistas, comprometidas ontológicamente con las entidades propias de los niveles jerárquicos superiores. Sin embargo, estas posiciones no han proliferado mayormente dentro de la comunidad académica, por lo que cabe el interrogante acerca de sus razones de esta carencia.

Más allá de las posibles relaciones inevitables dadas entre el contexto social y la comunidad académica, pueden encontrarse algunas “marcas” dentro del abordaje realizado que haya contribuido a la no proliferación de un compromiso ontológico respecto a estas entidades dentro de la comunidad de biólogos. Nos referimos a una estrategia demasiado deudora de los niveles fundamentales como para que sea reconocida su independencia. Los abordajes macroevolutivos se centralizaron en hallar a “individuos” sobre los que actúen fuerzas selectivas. Así, las “species are seen as individuals which have births, durations, and deaths and which give birth to other species.” (Vrba y Eldredge 1984, p. 164). De este modo, era ampliado el concepto de “individuo” aún bajo el riesgo de “pagar el precio” de las críticas fuertes originadas por parte de los realistas. Sin embargo, “organismo” e “individuo” se encuentran lo suficientemente cercanas como para merecer aclaraciones:

Por de pronto, la mayoría de autores usa “organismo” para los cuerpos darvinianos (tú y yo) e “individuo” para la unidad de selección generalizada a cualquier nivel jerárquico (al revés que Wilson y Sober). Me abono a esta convención. Por dos razones. La primera es que esta elección representa el uso más común entre los biólogos y los legos (...). La segunda es que la definición técnica de “individuo” en la filosofía académica, y la difusión de esta terminología en la unidad académica, y la difusión de esta terminología en la extensa literatura inspirada por Ghiselin, dan prioridad a “individuo” como término general, y a “organismo” como término restringido. (Gould, 2004, p. 631.)

Es interesante reconocer cómo en este caso también estamos frente a un caso de metábasis. Estos “individuos” están emparentados demasiado a los individuos propios de la microevolución, como para que este “préstamo” sea omitible. De este modo, las dimensiones epistemológicas y ontológicas presentan interesantes nexos que deben ser profundizadas a futuro.

4. Metábasis: “marcas” de las dificultades de concebir una biología plural

La posibilidad de comparar diferentes relaciones disciplinares nos permite profundizar tanto sobre algunas de las características comunes así como en sus diferencias, las que generalmente no suelen ser reconocidas en una parte importante de los trabajos de filosofía de la ciencia.

Los análisis realizados previamente no intentaron ser sólo un ejercicio de análisis filosófico (sin que esto resulte en sí perjudicial), sino que también iban dirigidos a poder comprender aspectos esenciales de la dinámica científica. Así, puede reconocerse que la “reacción de los 70” parece haberse tratado menos de la reivindicación de un nivel jerárquico determinado en todas sus dimensiones (ontológico, metodológico y epistemológico), para tratarse más bien de la búsqueda de una disciplina que no quede simplemente reducida a un campo fenoménico (rol disciplinar que ocupa en la actualidad, por ejemplo, una parte importante de la sistemática).

Del mismo modo, a través de este abordaje hemos podido reconocer algunas características de las posiciones que se presentan alternativas a las corrientes hegemónicas, las que proponen niveles “atenuados”, deudores de un nivel fundamental. En función de lo analizado, estos niveles son generados a la luz de una metábasis, que parece estar asociada con dependencias epistemológicas, ontológicas y/o metodológicas.

Por último: ¿qué nos dicen las relaciones estudiadas en sus diferentes dimensiones? ¿Qué nos sugiere el camino realizado respecto a las relaciones entre las diferentes disciplinas? Siempre reconociendo que para este tipo de abordaje los argumentos decisivos resultan ser más bien escasos, existen signos elocuentes: estamos frente a un escenario de multiplicidad de situaciones epistemológicas, pero de importantes similitudes en los aspectos metodológicos y ontológicos. Esto no deja de resultar significativo: siendo las relaciones epistemológicas marcadamente diferentes en los casos analizados, los aspectos ontológicos y metodológicos en general mostraron importantes similitudes en las diferentes posiciones esgrimidas en cuanto a la relación entre la genética de poblaciones y la paleontología.

De esta manera, se presenta un nivel ontológico fundamental que es susceptible de análisis por medio de experimentos controlados realizados con organismos vivos modelos. La preeminencia de estos campos respecto a la

epistemología, es un camino que se abre para sugerirse casi como un programa de investigación para el tipo de problemática analizada.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARAÚJO, A.M. DE Estará em curso o desenvolvimento de um novo paradigma teórico para a evolução? *Ciencias da Vida: Estudos Filosóficos e Históricos*. AFHIC. Associação de Filosofia e História da Ciência do Cone Sul, Brasil, pp. 1-27, 2006.
- BENTON, M.J. *Paleontología y evolución de los Vertebrados*. Trad. Aurora Gradal D'Anglade. Editorial Perfiles, España, 1995.
- BOWLER, P.J. *Historia Fontana de las ciencias ambientales*. Trad. Roberto Elier. Fondo de Cultura Económica, México, 1998.
- DEPEW, D.J.; WERBER, B.H. *Darwinism Evolving. Systems Dynamics and the Genealogy of Natural Selection*. MIT PRESS, 1996.
- Eldredge, N. Phenomenological levels and Evolutionary rates. *Systematic Zoology* 31, 1982.
- ELDREDGE, N.; TATTERSALL, I. *Los mitos de la evolución humana*. Trad. J. Almena. Fondo de Cultura, México, 1986.
- ERWIN, D.H. *Macroevolution is more than repeated rounds of microevolution*. *Evolution & development*. 2, pp. 78-84, 2000.
- FENZL, N.; HOFKIRCHNER, W. *Emergence and Interaction of Natural Systems*. ECHO IV. 31.7-4.8, 2000.
- FOLGUERA, G.; LIPKO, P. La Teoría Sintética y la población como (única) unidad evolutiva. *Filosofia e História da Biologia 2. Seleção de Trabalhos do V Encontro de Filosofia e História da Biologia*, Fundo Mackenzie de Pesquisa (MackPesquisa), Brasil, pp. 191-202, 2007.
- FOLGUERA, G.; LIPKO, P. Macroevolución: algunas reflexiones sobre su dependencia ontológica y gnoseológica dada en el siglo XX. In: Faas, H.; Saal, A.; VELASCO, M. (eds.). *Epistemología e Historia de la Ciencia, Vol. 13*, Centro de Investigaciones de la Facultad de Filosofía y Humanidades de la Universidad Nacional de Córdoba, Argentina, pp. 176-181, 2007.
- FUTUYMA, D.J. *Evolutionary Biology*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, 1998.
- GOULD, S.J. Darwinism and the Expansion of Evolutionary Theory. *Science*. 216, pp. 380-386, 1982.
- GOULD, S.J. *La estructura de la teoría de la Evolución*. Trad. Ambrosio Gracia Leal. Metatemas. Edit. Tusquets, 2004.
- LEWONTIN, R. *El sueño del genoma humano y otras ilusiones*. Trad R. Íbero. Ediciones Paidós Iberica. Barcelona, 2002.

- LIEBERMAN, B.S.; VRBA, E.S. Hierarchy Theory, Selection, and Sorting. *Bioscience*. 45, pp. 394-399, 1995.
- MAYR, E. *The growth of biological thought. Diversity, Evolution and Inheritance*. Belknap Harvard, 1982.
- STRICKBERGER, M.W. *Evolución*. Trad. Luis Ruiz-Ávila. Ediciones Omega, Barcelona, 1993
- VRBA, E. ; ELDREDGE. N. Individuals, Hierarchies and Processes: Towards a More Complete Evolutionary Theory. *Paleobiology*. 10, pp. 146-171, 1984.
- VRBA, E. ; GOULD, S.J. The hierarchical expansions of sorting and selection: sorting and selection cannot be equated. *Paleobiology*. 12, pp. 217-228, 1986.

