

Causalidad y evidencia en la argumentación darwiniana*

Julio Torres Meléndez

RESUMEN

Argumentaré que el principio que Elliott Sober le atribuye a Darwin, según el cual hay una relación evidencial, casi exclusiva, entre identificación de caracteres vestigiales y clasificación, no refleja el pensamiento de Darwin acerca de la naturaleza de las explicaciones homológicas. Sostendré que Sober está motivado aquí por el intento de eludir una supuesta anomalía para su tesis de la prioridad evidencial del ancestro común en la argumentación darwiniana, pero su propuesta no es interpretativamente consistente con la tesis no distributiva de la explicación por selección que el mismo Sober ha defendido como una contribución fundamental del pensamiento poblacional darwiniano.

PALABRAS CLAVE: *Unidad de Tipo, selección natural, explicación homológica, Darwin, Sober.*

ABSTRACT

In this paper I will argue that the principle that Elliott Sober attributed to Darwin, according to which there is an almost exclusive evidential relation between vestigial character identification and classification, does not reflect Darwin's thinking about the nature of homology explanations. I will claim that Sober is motivated by an attempt to avoid an alleged anomaly for his thesis about the evidential priority of the common ancestor in Darwin's argumentation; however, Sober's proposal is interpretatively at odds with the non-distributive character of selection explanations that Sober himself has advocated as a fundamental contribution of Darwinian population thinking.

KEYWORDS: *Unity of Type, Natural Selection, Homology Explanation, Darwin, Sober.*

I. INTRODUCCIÓN

Elliott Sober, en su artículo ‘¿Escribió Darwin el *Origen* al revés?’, publicado en español por *Teorema* en 2009 como un adelanto de su libro homónimo de 2011, sostuvo que si bien la selección natural tiene para Darwin prioridad causal, el supuesto del ancestro común tiene prioridad evidencial, esto a pesar de que la retórica o la estrategia expositiva que usa en el *Origen* pone en un lugar primario o central a la selección natural, relegando la pre-

sentación de las evidencias del ancestro común a un lugar secundario. Según Sober, dado que el supuesto del ancestro común le sirve a Darwin para mostrar la acción causal de la selección natural, especialmente la que va más allá de lo observado en los casos de selección artificial de razas de animales domesticados, Darwin debería haber comenzado con la defensa del supuesto del ancestro común. Por ello, aunque el *Origen* sigue el orden causal correcto, invierte el orden evidencial de la argumentación y, en este sentido, estaría escrito al revés.

Me propongo en este artículo discutir este argumento de Sober, particularmente, la versión que se publica en 2009. Me referiré en especial a su interpretación del último pasaje del cap. VI del *Origen*, en donde Darwin afirma que la ley de las condiciones de existencia es la ley superior. Sober suprimió esta interpretación en la versión definitiva de su argumento de 2011 y, presumiblemente, la razón de esto es que el pasaje final del cap. VI del *Origen* se le presenta como una anomalía para su tesis de la preeminencia evidencial de la hipótesis del ancestro común, debido a que parece afirmarse allí una relevancia incondicionada de la selección natural en la explicación evolucionista darwiniana. Sobre la base de una interpretación propuesta recientemente por D. Brooks (2011) de este pasaje me propongo mostrar que no hay tal anomalía y que, por el contrario, el pasaje apoya la tesis de Sober. Esta discusión permite mostrar una cuestión que su argumentación oscurece aunque no niega: el carácter causal de la ley darwiniana de Unidad de Tipo, esto es, de la explicación homológica o de la explicación por unidad de origen [Sober (2008), pp. 243-253]. Es decir, esta discusión nos hace notar, primero, no solo el valor evidencial del supuesto del ancestro común sino también su valor causal y, con ello, nos muestra la integración de los componentes históricos y adaptacionistas en la explicación evolucionista. En segundo lugar, pone en duda la exactitud interpretativa de lo que Sober ha identificado como “el principio de Darwin”, de acuerdo al cual, Darwin sostiene una relación evidencial, casi exclusiva, entre la identificación de caracteres vestigiales y la clasificación genealógica. Argumentaré que este principio no refleja el pensamiento de Darwin acerca de la explicación homológica y que, por ello, tampoco es consistente interpretativamente con la defensa de la concepción no distributiva de la explicación por selección que Sober ha defendido con persistencia como una contribución fundamental del pensamiento poblacional darwiniano [Sober (1984), Sober (1995)]. Me refiero al punto de vista negativo o, también, concepción anti-individualista acerca de la selección [Pust (2004); Razeto-Barry y Frick (2011)].

II. EL “PRINCIPIO DE DARWIN” Y LA “APARENTE PARADOJA” DE DARWIN

Sober no cree que la selección natural tenga, en la teoría de Darwin, preeminencia argumentativa respecto de la tesis del ancestro común como pa-

rece estar explícito en la exposición de esta teoría tal como se desarrolla en el *Origen* [Sober (2009), p. 61; Sober (2011), p. 34]. Los argumentos a favor de la existencia de la selección natural utilizan frecuentemente como evidencia el supuesto del ancestro común; pero no hay simetría, los argumentos a favor del ancestro común no requieren de la evidencia de la selección natural [Sober (2009), p. 64]. La motivación de Darwin para dar prioridad retórica, aunque no argumentativa, a la selección natural radicaría, según Sober, en factores en su mayoría externos, tales como evitar que se hiciera una discusión acerca de cuestiones delicadas culturalmente, como el parentesco de los humanos con los monos; o quizás simplemente pensara que la selección natural era su aporte más original y por ello debía darle prioridad expositiva. Aunque Sober también identifica una razón interna: la selección natural explica la ramificación del árbol de la vida a través de los procesos de extinción y adaptación. En este contexto, el párrafo de Darwin que cierra el capítulo VI del *Origen*, en donde se afirma que la ley de las condiciones de existencia es la ley superior, se le presenta a Sober como un problema por resolver. Dice allí Darwin:

Es generalmente reconocido que todos los seres orgánicos han sido formados según dos grandes leyes — Unidad de tipo, y las Condiciones de Existencia. Por unidad de tipo se entiende la concordancia fundamental en la estructura, la que vemos en los seres orgánicos de la misma clase, y que es completamente independiente de sus hábitos de vida. En mi teoría, la unidad de tipo se explica por unidad de origen [*unity of descent*]. La expresión de condiciones de existencia, sobre la que tantas veces insistió el ilustre Cuvier, queda por completo comprendida por el principio de selección natural. Pues la selección natural actúa o adaptando ahora la variedad de partes de cada ser a sus condiciones orgánicas o inorgánicas de vida; o por haberlas adaptado durante periodos de tiempo anteriores [...]. De ahí que, de hecho, la ley de las Condiciones de Existencia sea la ley superior; pues incluye, a través de la herencia de anteriores variaciones y adaptaciones, la Unidad de Tipo [Darwin (1859), p. 206; cf. Darwin 2010, p. 293].

Sober sostiene, inicialmente, que este pasaje no está relacionado de manera concreta con la importancia del ancestro común, pues la observación que hace sirve de igual manera para la evolución en un único linaje [Sober (2009), p. 60]. Pero esto no parece ser más que una conjetura *ad hoc*, dado que la ley de Unidad de Tipo, en la interpretación darwiniana [Gould (2002), p. 278], remite explícitamente al ancestro común, la unidad de origen, tal como lo muestra Darwin en el mismo pasaje y lo reafirma en el cap. XIII del *Origen* (cap. XIV de la edición de 1872). La ley de Unidad de Tipo tiene un carácter general, no restringido, ni a la evolución en un linaje único ni, como veremos, a la relevancia de los órganos vestigiales para la clasificación. Pero más relevante que esto es que Sober sostenga, “Quizás [Darwin] situara la selección natural en el lugar central porque pensaba que la selección es más importante que el ancestro común” [Sober (2009), p. 60], lo que muestra que

este pasaje se presenta como una anomalía para la tesis de la prioridad evidencial del ancestro común. Sin embargo, su explicación de la anomalía, esto es, la supuesta centralidad incondicionada de la selección natural, resulta insatisfactoria:

Podemos comprender este pasaje si pensamos sobre su aplicación al ejemplo del coxis del hombre y del mono. Los seres humanos tienen coxis porque el carácter estaba presente en el ancestro común que los seres humanos comparten con los monos, no porque el carácter sea adaptativo para los humanos. Darwin añade a esto la idea de que el carácter aparece en el ancestro común porque era adaptativo para este ancestro común [Sober (2009), p. 60].

Sober interpreta el texto de Darwin sobre la base de su aplicación a caracteres vestigiales, pero claramente esta es una aplicación indebidamente estrecha de la ley de Unidad de Tipo. Si bien Darwin pone un especial énfasis en el valor de los caracteres vestigiales para la clasificación, esta ley alude también a caracteres con valor funcional y por ello Sober se equivoca cuando atribuye a Darwin el error de sostener la tesis según la cual las semejanzas adaptativas no dan información acerca de la existencia de un ancestro común [cf. Sober (2009), p. 56]. Sober denomina a esta tesis “el principio de Darwin”:

Las semejanzas adaptativas casi no proporcionan evidencia de un ancestro común mientras que semejanzas inútiles o perjudiciales proporcionan evidencia de peso a favor de un ancestro común [Sober (2009), p. 54; Sober (2011), p. 25].

Pero Darwin realmente no dice eso: lo que dice es que la razón por la cual los caracteres vestigiales han sido útiles para la clasificación en la vieja sistemática no evolucionista es que estos caracteres son indicadores de la comunidad de descendencia aunque los mismos sistemáticos no sabían esto. Este es el vínculo que es revelado por las clasificaciones cuando los naturalistas aplicaban reglas o principios tales como “no preocuparse por el valor fisiológico de un carácter” y “dar gran valor para la clasificación a un carácter que se presentaba de manera casi uniforme y es común a un gran número de formas” [cf. Darwin (2010), p. 568; cf. Darwin (1859), p. 418]. Dice Darwin:

Todas las reglas precedentes y las ayudas y dificultades en la clasificación pueden explicarse, si no me engaño mucho, de acuerdo con la teoría de que el *sistema natural* se basa en la descendencia con modificación; de que los caracteres que los naturalistas consideran como demostrativos de verdadera afinidad entre dos o más especies son los que han sido heredados de un antepasado común, pues toda verdadera clasificación es genealógica; y de que la comunidad de descendencia es el vínculo oculto que los naturalistas han estado buscando inconscientemente, y no un plan desconocido de creación o el enunciado de proposiciones generales, ni el mero hecho de poner juntos o separados objetos más o menos parecidos [Darwin (2010), p. 570; Darwin (1859), p. 420].

De las observaciones de Darwin acerca de la práctica de clasificación tradicional no evolucionista no se sigue que haya una relación evidencial, casi exclusiva, entre la identificación de caracteres vestigiales y la clasificación genealógica, sino más bien el principio general según el cual “los caracteres son de importancia para la clasificación solo en cuanto revelan la descendencia” [Darwin (2010), p. 577; cf. Darwin (1859), p. 427]. Efectivamente, los caracteres vestigiales revelan la descendencia y no así los caracteres analógicos o adaptativos que tienden más bien a ocultarla según Darwin. Pero inmediatamente nos aclara: “También podemos comprender así la *aparente paradoja* de que exactamente los mismos caracteres sean analógicos cuando se compara un grupo con otro, pero que den verdaderas afinidades cuando se comparan entre sí los miembros de los mismos grupos” [Darwin (2010), p. 577; cf. Darwin (1859), p. 427; énfasis añadido]. Esto muestra que la condición de adaptativo o analógico es una condición relativa para Darwin, dado que es dependiente del contexto: la forma tubular de la ballena y la forma de aleta de sus miembros, dice Darwin, es una semejanza analógica respecto de la forma tubular y las aletas de un pez, pero es una semejanza homológica cuando se compara con los diversos miembros del género o la familia al que pertenecen las ballenas: “entre los diferentes miembros de la familia de las ballenas, la forma del cuerpo y los miembros en forma de aleta presentan caracteres que ponen de manifiesto afinidades en toda la familia, no podemos dudar de que han sido heredadas de un antepasado común” [Darwin (2010), p. 577; cf. Darwin (1859), pp. 427-428]. Lo que muestra el ejemplo de Darwin es que, en los contextos en donde surge la aparente paradoja, la presencia causal del ancestro común puede excluir la hipótesis del efecto causal de la selección y, a su vez, que la exclusión de la hipótesis del ancestro común puede mostrar la acción causal de la selección natural. Pero, ¿qué ocurre con la explicación de los rasgos del organismo individual dada esta distinción contextual entre caracteres analógicos y homológicos? Consideremos el mismo ejemplo que nos propone Darwin: si nos preguntamos por qué una especie de ballena (*Eubalaena australis*, por ejemplo) tiene los rasgos ‘forma tubular’ y ‘miembros en forma de aleta’, una primera respuesta a esta interrogante podría darse en términos de una explicación adaptativa, una explicación en términos de las ventajas que en su medio le proporcionan a la especie esos rasgos. Ahora bien, como sabemos, los estudios filogenéticos muestran que todas las especies del género *Eubalaena* tienen esos rasgos y, más aún, que estos son rasgos comunes al orden de los cetáceos. Esto prueba que la forma tubular y los miembros en forma de aleta son rasgos ancestrales persistentes para *E. australis*, y por ello la respuesta a la pregunta por los rasgos de la especie debe ser distinta dada esta información. Se requiere identificar “el punto de origen del rasgo” para establecer qué condiciones explican que en el ancestro común estos rasgos hayan sido originalmente exitosos [Brooks y McLennan (1991), p. 145]. Pero debe advertirse que la aparente paradoja a la

que Darwin alude radica también en que este razonamiento se aplica asimismo a los individuos que pertenecen a la especie *E. australis* y no solo a la especie como tal. Si nos preguntamos qué explica que un organismo individual de *E. australis* tenga los rasgos aludidos, nuestra respuesta no puede ser que ese individuo se habría adaptado al medio por un proceso de selección natural, pues sus rasgos son evidentemente heredados de sus ancestros. Esto muestra el carácter no distributivo que Darwin le atribuye a la explicación por selección [Sober (1984), pp. 147-155; Sober (1995)]. La selección explica por qué una población adquirió el rasgo dadas las condiciones medioambientales imperantes (explica su frecuencia en la población), pero no explica por qué los individuos de una determinada población tienen ese rasgo. La explicación de por qué los individuos de la población tienen ese rasgo es una explicación por desarrollo tal como lo ha mostrado Sober [Sober (1984), p. 153], es decir, una explicación en términos de los procesos causales que están determinados tanto por la herencia como por los factores ambientales involucrados.

Ahora bien, si disponemos de un concepto de explicación homológica suficientemente amplio, entonces podremos tener una explicación causal para los rasgos del individuo que incorpore la tesis de Darwin según la cual es una explicación homológica la que explica los rasgos de un organismo cuando se comparan entre sí los miembros de los mismos grupos. W. Hennig desarrolló un principio para definir ‘ser miembro del mismo grupo’ en términos de la distinción entre caracteres plesiomórficos (carácter ancestral) y apomórficos (carácter derivado) [Hennig (1966), pp. 145-148]. Un carácter plesiomórfico se identifica a través de una hipótesis de homología táxica: una similitud homológica compartida por diversos organismos que se originó en ellos mediante un solo ancestro común [De Luna y Mishler (1996), p. 135]. Un carácter apomórfico, por su parte, surge de una hipótesis de homología transformacional: “es una proposición de que una condición previa (plesiomorfía) se modificó en otra condición posterior (apomorfía) y que ambas se heredaron mediante solo un ancestro común” [De Luna y Mishler (1996), p. 137]. Pero también hay caracteres homológicos entre individuos de una misma especie, tal como Darwin lo asume respecto de la “aparente paradoja” de que exactamente los mismos caracteres sean analógicos cuando se compara un grupo con otro, pero que sean verdaderas afinidades cuando se comparan entre sí los miembros de los mismos grupos. Si el grupo al que alude Darwin puede ser ejemplificado por una especie, entonces hay similitudes que son homologías o verdaderas afinidades entre los miembros de la misma especie. Estas han sido llamadas homologías polimórficas (o dimórficas, para el caso del dimorfismo sexual) por G. Haszprunar para hacer referencia, especialmente, a las homologías entre subespecies y variedades [Haszprunar (1992), p. 18]. Nada impide, no obstante, que apliquemos este concepto de homología intra-específica a la relación de semejanza, entre rasgos heredables, que tienen todos los individuos que pertenecen a una misma especie, sin importar si hay o no polimor-

fismo. Este concepto de homología permitiría dar la explicación causal de los rasgos del individuo que no permite el concepto no distributivo de selección natural, para lo cual se debe incorporar al concepto de homología tanto los procesos de desarrollo como los procesos genealógicos.

Un concepto de este tipo ha sido recientemente propuesto por M. Ereshefsky, quien distingue entre explicación homológica distal y explicación homológica proximal. A diferencia de la distinción entre causa última [*ultimate*] y causa proximal [*proximate*] de Mayr [Mayr (1961)], ambas son aquí explicaciones históricas: la primera es la explicación en términos de unidad de origen, el concepto darwiniano de la homología de la Unidad de Tipo. La segunda, la explicación proximal, “hace referencia a los factores de desarrollo que causan la ontogenia de una homología” [Ereshefsky (2012), p. 388]. Una homología, de acuerdo con Ereshefsky, es el resultado de un módulo de desarrollo y ese módulo, a su vez, es el resultado de una historia filogenética. Si, como se ha dicho, la selección natural no explica los rasgos de los organismos individuales, su explicación debe hacerse por una explicación por desarrollo. Los módulos de desarrollo no solo constituyen por sí mismos una explicación histórico-ontogénica (la explicación homológica proximal que permite integrar los procesos de desarrollo a la definición de homología [Ereshefsky (2009) y Hall (2003)]), sino que su existencia depende de la historia genealógica (la explicación homológica distal). De ahí que la concepción no distributiva de la explicación por selección, al requerir una explicación causal de los rasgos de los organismos individuales, establezca el carácter causal de la explicación homológica que algunos teóricos han pretendido negar (por ejemplo, en Okasha (2002), p. 204).

III. NATURALEZA DEL ORGANISMO Y NATURALEZA DE LAS CONDICIONES

Si Sober quiere defender su tesis de que la hipótesis del ancestro común tiene prioridad evidencial, debe dar cuenta de por qué Darwin parece afirmar en el texto antes citado [Darwin (1859), p. 206] que la selección natural ocupa el lugar argumentativo central (no meramente retórico o expositivo), abordando la distinción que se hace ahí entre la ley de Unidad de Tipo y la ley de las condiciones de existencia.

D. Brooks (2011) ha propuesto una nueva interpretación del pasaje final del capítulo VI del *Origen* que clarifica la relación que el mismo Darwin establece entre los componentes histórico y adaptacionista de la explicación evolucionista. La lectura de Brooks revierte lo que se ha considerado implícito en este texto de Darwin: que la ley de las condiciones de existencia (“la ley superior”) es equivalente a la selección natural y que, por ello, la selección natural es, básicamente, la única causa de la formación de los seres orgánicos, dado que esta ley subsume la ley de la Unidad de Tipo, debido a que los

rasgos que se explican por la unidad de origen se explican a su vez como el producto de adaptaciones ancestrales. Para Darwin la explicación evolucionista quedaría así reducida, fundamentalmente, al poder causal de la selección y, secundariamente, a los remanentes explicativos que ocupan la adaptación por uso y desuso, y las leyes de crecimiento de Geoffroy y Goethe [Darwin (1859), pp. 43, 206 y 466]. Esta parece ser la lectura que sugiere explícitamente el texto. Brooks, por su parte, rechaza tanto esta lectura como la tesis no causal de la Unidad de Tipo que se sigue de ella. Según Brooks, la interpretación correcta de este texto debe apoyarse en la distinción entre el concepto de la ley de las condiciones de existencia y el concepto de la expresión de condiciones. Cuando Darwin dice: “La expresión de condiciones de existencia, [...] queda por completo comprendida por el principio de selección natural”, no identifica la selección natural con las condiciones de existencia, se trata aquí de un concepto distinto. El concepto de *expresión* de condiciones de existencia es equivalente al moderno concepto de medioambiente y lo mismo ocurre con el concepto, usado con mayor frecuencia por Darwin, de naturaleza de las condiciones. El concepto de las condiciones de existencia, en cambio, hace referencia a la síntesis asimétrica entre la naturaleza del organismo y las condiciones medioambientales. Según Brooks, “Darwin claramente establece que la ley superior es la ley que gobierna las condiciones de existencia, la suma de las interacciones entre la naturaleza del organismo y la naturaleza de las condiciones” [Brooks (2011), p. 83]. Brooks ve la selección natural como una consecuencia de la ley de las condiciones de existencia: “Para Darwin la selección natural fue una consecuencia del inevitable conflicto creado por las condiciones de existencia” [Brooks (2011), p. 83]. Y antes había sostenido que “Darwin propuso que la evolución es una propiedad emergente de las interacciones entre dos diferentes agentes causales (la naturaleza del organismo y la naturaleza de las condiciones)” [Brooks y Hoberg (2008), p. 3]. Según la lectura de Brooks, Darwin claramente afirma la relevancia causal de la ley de Unidad de Tipo que se expresa a través del concepto de naturaleza del organismo.

Esta interpretación engrana muy bien con la tesis de Sober acerca de la prioridad evidencial de la hipótesis del ancestro común. Si Darwin establece que la ley superior es la ley de las condiciones de existencia y esta constituye la suma de las interacciones entre la naturaleza del organismo y la naturaleza de las condiciones; y si la selección natural es una consecuencia del inevitable conflicto creado por la naturaleza del organismo y la naturaleza de las condiciones, entonces al conocer la naturaleza del organismo podremos conjeturar los efectos de la selección natural para determinadas condiciones (una predicción modesta como la mayor parte de las que hace posible la explicación evolucionista, cf. Mayr (1961), p. 1504). Dado que la naturaleza del organismo está determinada por la Unidad de Tipo, y esta a su vez por la unidad de origen, hay prioridad evidencial del supuesto del ancestro común.

IV. CONCLUSIONES

He sostenido que hay razones interpretativas para rechazar el principio que Sober le atribuye a Darwin según el cual hay una relación evidencial, casi exclusiva, entre la identificación de caracteres vestigiales y la clasificación genealógica. Y he tratado de mostrar que este principio está motivado también por un malentendido inicial: el intento de Sober de eludir una supuesta anomalía para su tesis de la prioridad evidencial del ancestro común en la argumentación darwiniana, que se encontraría en el texto en donde Darwin propone que la formación de todos los seres orgánicos se produce según dos grandes leyes: Unidad de Tipo y condiciones de existencia. La ley de Unidad de Tipo no está limitada, como afirma Sober, en su intento de enfrentar la supuesta anomalía, a expresar la relevancia de los órganos vestigiales para la clasificación. Esta ley, en la teoría de Darwin, tal como se muestra en la *aparente paradoja*, constituye el principio de explicación homológica que cumple una función tanto semántica como causal, pues determina la extensión de un taxa a través del principio según el cual aquellos caracteres que se presentan como analógicos cuando se comparan con grupos externos, deben ser entendidos como homológicos cuando se estrecha el grupo de comparación. Esta es la distinción entre caracteres homológicos ancestrales y derivados que introducirá luego Hennig en la sistemática filogenética. En su función causal, el principio de explicación homológica hace lo que la tesis no distributiva de la selección natural no puede hacer: explica causalmente los rasgos de los organismos individuales que pertenecen a cada taxa. Por ello, he tratado de mostrar que hay una conexión argumentativa entre el principio de explicación homológica que se expresa en la ley darwiniana de Unidad de Tipo y la tesis no distributiva de la selección natural: la tesis no distributiva de la selección supone el valor causal de la explicación homológica.

*Departamento de Filosofía,
Universidad de Concepción,
Beltrán Mathieu 15-A, Concepción, Chile
E-mail: jutorres@udec.cl*

NOTAS

* Este artículo es un resultado parcial de una investigación financiada por el proyecto FONDECYT Regular 1090082 (Fondo Nacional de Desarrollo Científico y Tecnológico, Chile).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BROOKS, D. R. (2011), 'The Mastodon in the Room: How Darwinian is Neo-Darwinism?', *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 42(1), pp. 82-8.
- BROOKS, D. R. y HOBERG, E. P. (2007), 'Darwin's Necessary Misfit and the Sloshing Bucket: The Evolutionary Biology of Emerging Infectious Diseases', *Evolution: Education and Outreach*, 1(1), pp. 2-9.
- BROOKS, D. R. y MCLENNAN, D. A. (1991), *Phylogeny, Ecology, and Behavior: a Research Program in Comparative Biology*. Chicago, University of Chicago Press.
- DARWIN, C. (1859), *On the Origin of Species*, Londres, John Murray.
- (1872), *On the Origin of Species*, sixth edition, with additions and corrections, Londres, John Murray.
- (2010), *El origen las especies*, traducción de Aníbal Froufe (de la sexta edición), EDAF, Madrid.
- DE LUNA, E. y MISHLER, B.D. (1996), 'El concepto de homología filogenético y la selección de caracteres taxonómicos', *Bol. Soc. Bot. México* 59, pp. 131-146.
- ERESHEFSKY, M. (2009), 'Homology: Integrating Phylogeny and Development', *Biological Theory* 4(3), pp. 225-229.
- (2012), 'Homology Thinking', *Biology and Philosophy* 27, pp. 381-400.
- HASZPRUNAR, G. (1992), 'The Types of Homology and Their Significance for Evolutionary Biology and Phylogenetics', *Journal of Evolutionary Biology* 5, pp. 13-24.
- HENNIG, W. (1966), *Phylogenetic Systematics*, University of Illinois Press, Urbana.
- GOULD, S. J. (2002), *The Structure of Evolutionary Theory*, Cambridge, Mass., The Belknap Press of Harvard University Press.
- MAYR, E. (1961), 'Cause and Effect in Biology', *Science*, New Series, Vol. 134, No. 3489 (Nov. 10), pp. 1501-1506.
- OKASHA, S. (2002), 'Darwinian Metaphysics: Species and The Question of Essentialism', *Synthese* 131, pp. 191-213.
- PUST, J. (2004), 'Natural Selection and the Traits of Individual Organisms', *Biology & Philosophy*, 19(5), pp. 765-779.
- RAZETO-BARRY, P. y FRICK, R. (2011), 'Probabilistic Causation and the Explanatory Role of Natural Selection', *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 42(3), pp. 344-55.
- SOBER, E. (1984), *The Nature of Selection. Evolutionary Theory in Philosophical Focus*. Chicago, The University of Chicago Press.
- (1995), 'Natural Selection and Distributive Explanation: A Reply to Neander', *Brit. J. Phil. Sci.* 46, pp. 384-397.
- (2008), *Evidence and Evolution. The logic Behind the Science*, Cambridge University Press, Cambridge.
- (2009), '¿Escribió Darwin el Origen al revés?', *Teorema* Vol. XXVIII/2, pp. 45- 69.
- (2011), *Did Darwin Write the Origin Backwards? Philosophical Essays on Darwin's Theory*, Nueva York, Prometheus Books.