

VÍCTOR J. LUQUE
Universitat de València

El debat sobre l'estructura causal de la teoria evolutiva: lleis, forces i analogies

*The contemporary debate over the causal structure of evolutionary theory:
laws, forces, and analogies*

Rebut: 15/3/2021. Acceptat: 23/4/2021

Resum: Aquest article analitza l'estructura de la teoria evolutiva i les discussions produïdes als seu voltant en les últimes dècades. En primer lloc, presente l'anomenada "interpretació de forces" o "analogia newtoniana" i la seua estructura basada en l'elaboració de tres lleis fonamentals. Més endavant, mostre les crítiques a aquesta interpretació per diferents autors, en especial l'anomenada "versió estadística" de la teoria evolutiva. Posteriorment, analitze la idoneïtat de la interpretació de forces i elabore una reformulació de la mateixa que permet explicar el seu sorgiment i la seua utilitat dins de la literatura biològica.

Abstract: This article analyses the structure of evolutionary theory and the debates emerged in the last decades regarding its causal status. First, I present the so-called "force interpretation" or "Newtonian analogy," and its structure based on three fundamental laws. Second, I outline several criticisms on this interpretation, specially by the so-called "statistical view" of evolutionary theory. Finally, I analyse the suitability of the force interpretation and elaborate a new formulation of this interpretation. This allows me to explain the emergence of this interpretation in the past and its current utility in the biological literature.

Paraules clau: teoria evolutiva, estructura causal, interpretació de forces, visió estadística, forces evolutives, equació de Price.

Keywords: evolutionary theory, causal structure, force interpretation, statistical view, evolutionary forces, Price equation.

LA BIOLOGIA EVOLUTIVA és una disciplina científica que estudia l'origen i diversitat biològica i el seu canvi a través del temps. Per explicar aquests fenòmens, la teoria evolutiva apel·la a diferents processos o causes evolutives. Així, és força habitual en els llibres de text i en els escrits de la majoria dels biòlegs evolutius parlar de *forces evolutives* que actuen sobre una població. Així Gillespie ens diu: “Els genetistes de poblacions ocupen la major part del seu temps en dues coses: descrivint l'estructura genètica de les poblacions o teoritzant sobre les forces evolutives que actuen sobre les poblacions”. I Hartl i Clark reiteren: “existeixen moltes forces en genètica de poblacions que actuen oposant-se entre elles, i és aquesta tensió la que produeix comportaments interessants a nivell poblacional”¹. De la mateixa manera, en diversos manuals i llibres de text podem trobar capítols dedicats a la interacció de les diverses forces evolutives (per exemple, TEMPLETON 2006, cap. 12). L'analogia amb la mecànica newtoniana ha estat fructífera tant en l'elaboració de models matemàtics com en l'estructuració de la teoria evolutiva. Aquesta analogia, encara que de manera embrionària es troba ja en un treball anterior de Michael Ruse (1973), va ser proposada per Elliott Sober (1984, veure Taula 1) en els següents termes:

Totes les possibles causes evolutives poden ser caracteritzades en termes de “efectes esbiaixadors”. La selecció pot transformar les freqüències gèniques, però també ho poden fer la mutació i la migració. (...) Tot açò situa a la teoria evolutiva en un territori familiar: n'és una teoria de forces.²

Sober planteja que la teoria evolutiva és una teoria de forces perquè, de la mateixa manera que les diferents forces de la mecànica newtoniana provoquen canvis en el moviment dels cossos, les forces evolutives provoquen canvis en les freqüències gèniques i/o genotípiques d'una població. Així, la selecció, la deriva genètica, la mutació i la migració serien les forces o causes principals de l'evolució.³ Un exemple simple d'aquesta conceptualització pot observar-se en

¹ “Population geneticists spend most of their time doing one of two things: describing the genetic structure of populations or theorizing on the evolutionary forces acting on populations” (GILLESPIE 2004, 1); “there are many forces in population genetics that act in opposition to one another, and it is this tension that makes for interesting behavior at the population level” (HARTL i CLARK 1997, 294).

² “All possible causes of evolution may be characterized in terms of their “biasing effects”. Selection may transform gene frequencies, but so may mutation and migration. [...] All this is merely to locate evolutionary theory in a familiar territory: it is a theory of forces” (SOBER 1984, 31).

³ Aquestes varien en nombre, introduint-se a vegades altres factors com la recombinació, estructura poblacional, etc., encara que les quatre esmentades són les considerades més canòniques.

la Figura 1, la qual mostra les pressions selectives per al comportament altruista amb guanys additius i alta relació.

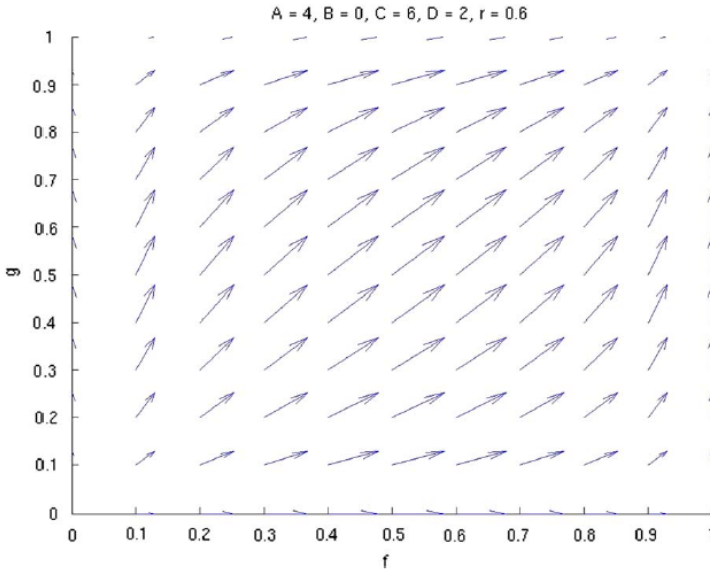


FIGURA 1. Exemple de l'ús de la representació vectorial, a la Newton, en biologia evolutiva. L'eix g representa el comportament altruista i l'eix f representa la freqüència poblacional dels altruistes. A, B, C i D representen els paràmetres d'una matriu de pagaments en un joc de Falcó-Colom; i r el coeficient de parentiu (el grau mitjà de relació entre els membres de la població). Seguint la regla de Hamilton, si la raó del cost respecte al benefici és prou alta, relativa al nivell de parentiu o relació de la població, llavors el comportament altruista es fixarà tal com mostren la direcció de les fletxes. Adaptada de Marshall (2009).

Estaríem davant del que Tim Maudlin (2004) anomena 'teories quasi-newtonianes'. Aquestes es caracteritzen per intentar replicar l'estructura de la mecànica newtoniana. D'aquesta manera, la teoria hauria de posseir les següents tres lleis característiques (SOBER 1984):

- Una Llei d'Estat o Força Zero (*Zero-Force Law*). Aquesta ens diria com es comportaria el sistema si no estiguera actuant cap força sobre ell.
- Disposar de Lleis Font (*Source Laws*). Aquestes descriuen les circumstàncies en les quals es produeixen forces.
- Comptar amb Lleis Conseqüencials (*Consequence Laws*). Aquestes descriuen com les forces, ja sorgides en el sistema, produeixen els canvis dins d'aquest.

El principal propòsit de construir teories "quasi-newtonianes" és poder identificar les causes que afecten el sistema d'interès. D'ací la necessitat de posseir una llei de força zero. En la mecànica newtoniana la Primera llei del

moviment o Llei de la inèrcia realitza aquesta funció en establir que tot cos roman en el seu estat de repòs o de moviment uniforme en línia recta, excepte si és compel·lit a canviar el seu estat per forces aplicades (NEWTON 1846 [1687]). De la mateixa manera, la teoria evolutiva tradicionalment ha postulat la seua pròpia llei de força zero amb l'anomenada Llei Hardy-Weinberg. Aquesta llei estableix que si en una població mendeliana no actua cap força evolutiva, aleshores no es produirà cap canvi en ella.⁴

D'aquesta manera, tant la Llei de la inèrcia com la Llei Hardy-Weinberg asseguren un substrat neutral a partir del qual introduir forces, dient-nos com es comportaria el sistema si res ho pertorbara. Un punt important és que la desviació d'aquestes lleis de força zero és una condició suficient per a saber que almenys alguna força està actuant, però no a l'inrevés. Que un sistema complisca l'equilibri que estableix la llei de força zero no implica que cap força estiga actuant. Així, un cos pot estar en repòs perquè dues forces estiguen actuant amb igual magnitud i direcció, però amb sentit oposat sobre ell. De la mateixa manera, una població pot estar en equilibri Hardy-Weinberg però no a causa d'una simple conseqüència de l'aparellament a l'atzar, sinó a la interacció de diferents forces evolutives que es contraposen una a l'altra. Aquestes seria el cas, per exemple, en el model d'equilibri mutació-selecció, on l'acció de la selecció natural en contra d'un al·lel deleteri (per exemple, un que augmenta la mortalitat dels organismes que el tenen) és compensada per una alta taxa de mutació de canvi des de l'al·lel normal cap al deleteri (és a dir, la mutació reintrodueix l'al·lel que la selecció elimina de la població), quedant la població en equilibri i, per tant, sense canvi en les freqüències al·lèliques (la població no evoluciona; veure Gillespie (2004) i Templeton (2006) per a més detalls).

Les Lleis Font (*Source Laws*) proporcionen les circumstàncies de producció de forces. Així, la llei de la gravetat de Newton postula que dos cossos s'atrauen amb una força directament proporcional al producte de les seues masses i inversament proporcional al quadrat de la distància que els separa. En la teoria evolutiva les formulacions de les diferents forces evolutives compleixen una funció anàloga. D'aquesta manera, per exemple, la migració ocorre quan individus són introduïts en una població (immigració) o quan ixen d'aquesta població (emigració).

⁴ Tècnicament, la llei Hardy-Weinberg estableix que en una població diploide i idealment infinita, on hi ha aparellament a l'atzar (població panmíctica) i els individus de la qual són viables i fecunds, la població es mantindrà o tornarà a l'equilibri (és a dir, les freqüències al·lèliques i genotípiques es mantindran estables) si no actua cap força sobre ella, ja que l'herència mendeliana per si sola no pot canviar les freqüències al·lèliques d'aquella. La demostració en la seua forma més simple es realitza així: amb dos al·lells, A i B, en un mateix locus i sent les freqüències dels quals p i q respectivament, les freqüències dels tres genotips AA, AB i BB seran p^2 , $2pq$ i q^2 respectivament (TEMPLETON 2006).

Les Lleis Conseqüencials (*Consequence Laws*), per la seua part, ens informen de com canviarà un sistema una vegada intervé una força. La segona llei del moviment de Newton juga aquest paper en la mecànica newtoniana, informant-nos que el canvi produït per la força serà igual al producte de la massa de l'objecte per la seua acceleració. Aquesta funció la realitzada tradicionalment en la teoria evolutiva la genètica de poblacions, computant i predient els canvis en les freqüències al·lèliques i genotípiques de les poblacions per l'acció d'alguna de les forces evolutives esmentades anteriorment.

TAULA I

TEORIA EVOLUTIVA COM UNA TEORIA DE FORCES	
MECÀNICA NEWTONIANA	TEORIA EVOLUTIVA
Forces com a causes: les forces de la mecànica causen els canvis de posició (o manteniment) dels cossos.	Forces com a causes: la selecció natural, la deriva, la mutació i la migració són forces (causes) que poden donar com a resultat el canvi en les freqüències gèniques (evolució).
Llei de força zero: Llei de la inèrcia	Llei de força zero: Llei Hardy-Weinberg
Models de combinació i resolució de forces: combinació vectorial.	Models de combinació i resolució de forces: La genètica de poblacions proveeix de models que representen com aquestes forces actuen i com combinar-les.

2. HISTÒRIA DE L'ANALOGIA DE FORCES

Un element fonamental és dilucidar com i per què es va desenvolupar la imatge del que posteriorment s'ha denominat l'analogia newtoniana. La interpretació de forces es va anar construint alhora que s'alçaven les bastimentades de la teoria evolutiva moderna. Un primer pilar és establir l'estat per defecte del sistema. Es dona per fet en la historiografia rebuda que va ser la postulació de la llei Hardy-Weinberg en 1908 per G. H. Hardy i Wilhelm Weinberg de manera independent —el primer ho va fer mitjançant una deducció matemàtica, el segon mitjançant experimentació—, el primer pilar.

Encara que això és, a grans traços, correcte, voldria assenyalar que l'estat per defecte que assenyala aquesta llei —si no hi ha factors actuant sobre una població, aquesta es manté sense canvis— ja es trobava en el mateix Darwin i que va ser defensada anteriorment a 1908. Darwin postula que l'estat per defecte dels organismes és la permanència o manteniment de la forma ancestral,

on l'explicació de la desviació requereix de la introducció de factors que alteren la forma ancestral (CAPONI 2004). L'arbre de la vida s'ha desenvolupat mitjançant descendència amb modificació, i un factor principal d'aquesta desviació de la descendència respecte de les generacions anteriors és la selecció natural. Aquesta conceptualització va seguir fins i tot entre els Mutacionistes de principis de segle xx. Així, en 1902 Bateson i Saunders exposen, en un informe per a la Royal Society sobre els seus descobriments genètics i les implicacions de l'herència mendeliana, aquesta visió:

Seria de gran interès estudiar l'estadística d'aquest tipus de poblacions en la naturalesa. Si el grau de dominància pot ser determinat experimentalment, o captar l'heterozigot, i podem suposar que totes les formes s'emparellen amb igual llibertat i fertilitat, i no hi ha selecció natural pel que fa a les formes al·lèliques, deuria ser possible predir amb precisió les proporcions dels diversos components de la població. Pel contrari, desviaments del resultat calculat ens donarien no poca llum sobre la influència de factors alteradors, selecció i similars.⁵

Bateson i Saunders estan enunciant el que posteriorment es coneixerà com a llei d'equilibri Hardy-Weinberg (STOLTZFUS i CABLE 2014). Encara que no van resoldre els càlculs matemàtics que precisa la demostració d'aquesta llei, sí que van reforçar els fonaments conceptuals sobre els estats naturals o per defecte (o en termes de Sober, estats en les condicions estipulades per la llei de força zero) i van anticipar la seua utilitat. És a dir, l'eixida de l'equilibri indicaria que algun factor o força estaria actuant sobre la població, pertorbant aquest equilibri. El paràgraf citat mostra que tant la idea d'un estat per defecte com de factors que alteren aquest estat (*disturbing factors*) es troben en els fonaments de l'estructura de la teoria evolutiva des dels seus inicis.

La següent qüestió important és aclarir d'on provenen tant el concepte de "força evolutiva" com, en general, l'analogia newtoniana. El començament de l'ús del terme "força evolutiva" no està del tot clar. Els arquitectes de la teoria evolutiva moderna —Ronald Fisher, Sewall Wright i J. B. S. Haldane— molt poques vegades van utilitzar aquest terme, al·ludint la majoria de les vegades a "factors", "agents", o "causes", reforçant al seu torn la idea que la teoria evolutiva va ser conceptualitzada des dels seus començaments com una teoria causal.

⁵ "It will be of great interest to study the statistics of such a population in nature. If the degree of dominance can be experimentally determined, or the heterozygote recognised, and we can suppose that all forms mate together with equal freedom and fertility, and that there is no natural selection in respect of the allelomorphs, it should be possible to predict the proportions of the several components of the population with some accuracy. Conversely, departures from the calculated result would then throw no little light on the influence of disturbing factors, selection, and the like" (BATESON i SAUNDERS 1902, 131).

Fisher només utilitza dues vegades el terme “evolutionary force” en el seu llibre fonamental *The genetical theory of natural selection* (1930, 208 i 243). Per la seua part, Haldane mai no esmenta aquest terme en la seua principal obra *The causes of evolution* (1932). Wright majorment parla de “factors” (1931, 100).

No obstant això, quaranta anys després, en la dècada de 1970, l’ús del concepte “força evolutiva” s’ha generalitzat en la literatura i continua fins als nostres dies. Així ho mostra l’influent llibre de text de James Crow i Motoo Kimura *An Introduction to Population Genetics Theory* (1970) on s’usen àmpliament tant el terme com l’analogia amb la mecànica clàssica. A més, se’ns diu que podem trobar en una població “una situació estable de resultats degut a l’equilibri de diverses forces oposades —mutació, selecció, migració i fluctuacions aleatòries”—.⁶ Els mateixos autors citen dos treballs de 1957 que utilitzen “evolutionary forces” en el títol —L. C. Dunn, “Evidences of evolutionary forces leading to the spread of lethal genes in wild populations of house mice”, i L. Sandler and E. Novitski “Meiotic drive as an evolutionary force”—. Per tant, el terme estava ja tan estés en la meitat de la dècada de 1950 que podia usar-se com a títol en una publicació sense que poguera haver-hi malentesos. És a dir, el parlar de forces (*force-talk*) estava generalitzat.

La llavor d’aquest ús pot rastrejar-se fins a Fisher i Wright i en com van conceptualitzar el seu propi treball teòric (ací seguisc a PLUTYNSKY 2007). Fisher (1930) va estar influenciat per la manera de treballar dels físics, assenyalant les dinàmiques de les freqüències gèniques i de com diferents factors (forces) podrien canviar aquestes freqüències. Aquests factors alteren la posició i la velocitat dels gens augmentant la seua freqüència o eliminant-los de la població. La influència del treball de Fisher en l’obra de Wright pot veure’s en el desenvolupament dels anomenats “paisatges adaptatius” (*adaptive landscapes*). Fisher elaborà una representació del procés d’adaptació mitjançant una imatge denominada model geomètric d’adaptació de Fisher (*Fisher’s geometrical model of adaptation*). Aquesta representa l’eficàcia màxima (*maximum fitness*), associada amb un punt de l’espai fenotípic, representant el fenotip òptim. Un individu que es troba en un altre punt pateix una mutació que canvia de manera aleatòria el seu fenotip. Açò incrementa la seua eficàcia només si el canvi acosta al fenotip cap al punt òptim. El model de Fisher intenta provar que els canvis xicotets tenen major probabilitat d’acostar-se cap a l’òptim que canvis molt grans. En aquest espai multidimensional, la mutació (amb efectes molt xicotets) i la selecció treballen conjuntament per a aconseguir aquest òptim. El model geomètric pot representar-se com un paisatge d’un sol pic (veure Figura 2).

⁶ “a stable situation that results from the balance of various opposing forces —mutation, selection, migration, and random fluctuations” (CROW i KIMURA 1970, 175)—.

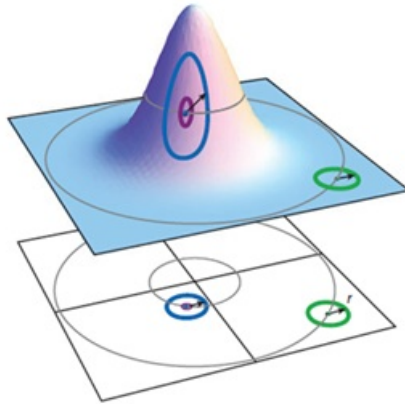


FIGURA 2. Model geomètric d'adaptació de Fisher. L'eficàcia es mostra en l'eix vertical. Per sota tenim una representació en dues dimensions. Adaptada de Tenaillon (2014).

D'aquesta manera, Wright va desenvolupar la idea de la metàfora del paisatge adaptatiu. Els paisatges adaptatius se solen plasmar com un diagrama amb un o dos eixos representant l'eficàcia mitjana d'una població i les freqüències d'uns al·lels concrets. Així, en aquesta imatge trobem turons i valls, on les poblacions recorren la seua superfície, assolint els pics adaptatius o caient a les valls (Figura 3). En aquest marc podem representar diferents forces evolutives movent la població: la selecció l'espenta cap a un pic adaptatiu, la deriva la desplaça de manera aleatòria, etc.⁷

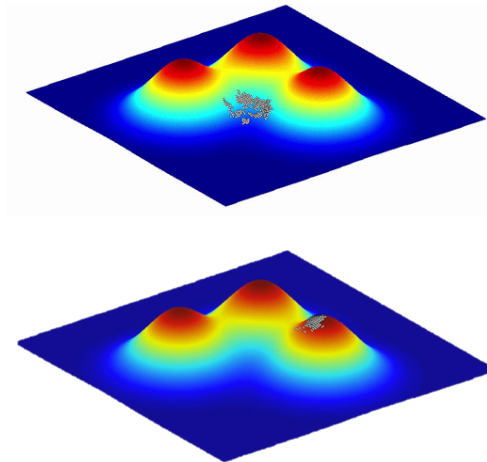


FIGURA 3. Paisatges adaptatius. En primera imatge s'observa una població ascendint cap als pics adaptatius. En un paisatge estàtic, la població només ascendeix fins a un pic adaptatiu, el més pròxim. Simulació realitzada per Randy Olson i Bjørn Østman. Imatge adaptada d'<http://www.randalolson.com/2014/04/17/visualizing-evolution-in-action-dynamic-fitness-landscapes/>

⁷ Per a una defensa del valor heurístic dels paisatges adaptatius, veure Skipper i Dietrich (2012). Per a una visió més crítica, veure Pigliucci i Kaplan (2006, cap. 8).

La interpretació de forces es veu fàcilment arrelada en aquesta imatge tan intuïtiva i fa més fàcil entendre els complexos models matemàtics que Wright i altres teòrics van desenvolupar en aquell període (veure Apèndix A1 per a més detalls). Aquests models (mostrats, visualment, en la Figura 4) estan relacionats amb el Teorema Fonamental de la Selecció Natural desenvolupat per Fisher (1930), on el canvi en l'eficàcia mitjana és proporcional a la variació en eficàcia genètica additiva $\Delta\bar{w} = \frac{V_a(w)}{\bar{w}}$. Com la variància mai no pot ser negativa, la selecció natural sempre incrementarà l'eficàcia mitjana poblacional (si no hi ha variància, l'eficàcia romandrà sense canvis). La interpretació del teorema ha sigut font de disputes (OKASHA 2008).

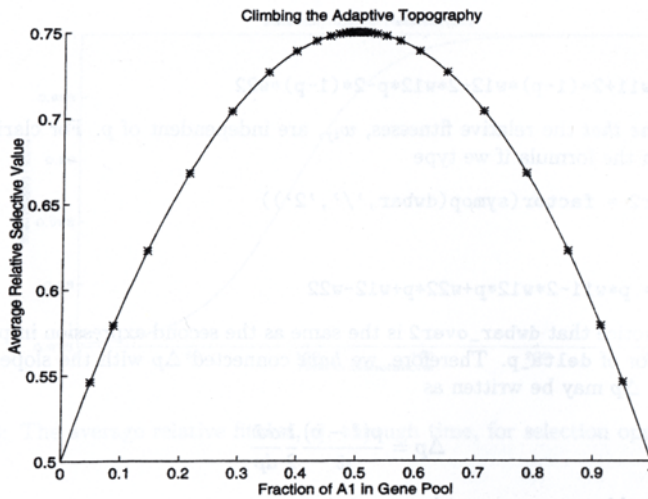


FIGURA 4. Il·lustració de l'acció de la selecció natural, causant que la població ascendeix cap al pic més pròxim de la corba de . Es tracta d'un exemple de superioritat de l'heterozigòtic, el pic del qual es troba en 0.5, predient un polimorfisme estable com a resultat. Adaptada de Roughgarden (1998).

Aquests models bàsics queden englobats sota el paraigua de l'equació de Price o Teorema de Price. Aquesta equació és considerada l'àlgebra de l'evolució (RICE 2004) perquè exposa en un llenguatge matemàtic però simple els diferents processos que interactuen en el fenomen evolutiu. En la seua forma habitual es presenta com a

$$\bar{w}\Delta Z = Cov(w, z) + E(w\Delta z)$$

on $Cov(w, z)$ representa el canvi degut a la supervivència i reproducció, i $E(w\Delta z)$ representa el canvi en la transmissió entre pares i fills. He defensat (LUQUE 2017 i 2018) que l'equació de Price pot jugar un paper fonamental en la teoria evolutiva. Més concretament, l'equació de Price pot ser considerada l'equivalent a la segona llei de Newton per a la teoria evolutiva. En primer

lloc, es una representació abstracta i general del fenomen evolutiu en tant que no especifica quines forces actuen sobre la població, quantes són, ni quines formes adopten. L'equació de Price únicament ens diu com computar-les una vegada apareixen en el sistema. Així, aquesta equació seria la llei conseqüencial de la teoria evolutiva, adoptant diferent formes depenent de les forces evolutives que estiguen actuant en el sistema. Així, si hi ha selecció direccional en la població (es a dir, la selecció afavoreix un fenotip extrem de la població) l'equació de Price adopta la següent forma $\bar{w}\Delta\bar{g} = \beta_{w,g}Var(g)$. Si hi ha mutació, pot adoptar la següent forma $\bar{w}\Delta\bar{g} = E(w\Delta_m g)$. O si diverses forces, com la selecció i la deriva, estan actuant alhora, aleshores l'equació de Price pot adoptar la següent forma $\bar{w}\Delta\bar{z} = Cov(w^*, z') + Cov(\delta, z')$. Així, estaríem davant del que Thomas Kuhn denominava un esquema o esbós de generalització (*generalization-sketch*), proporcionant un marc unificat per als investigadors, que els permet desenvolupar models específics (veure LUQUE 2017 per a més exemples). Aquest paper aplicat a l'equació de Price la connecta amb altres esquemes generalitzadors com la segona llei del moviment de Newton, on ambdues serien lleis conseqüencials dins de les seues respectives teories. Açò dóna un punt a favor de l'analogia de forces, en particular mostrant que la teoria evolutiva compta amb la seua pròpia llei conseqüencial equivalent a la que podem trobar en la mecànica newtoniana, en comptes d'un conglomerat de models simples i a vegades poc interconnectats entre si com els que trobem en genètica de poblacions. Això sens dubte serveix com a recurs i reforç als defensors de la interpretació de forces (més sobre açò en la secció Conclusions).

Retornant al recorregut històric, una part fonamental de la història es troba, possiblement, en la Teoria dels Equilibris Desplaçats (*Shifting Balance Theory*) de Sewall Wright. En aquesta teoria, Wright va estipular tres fases diferents. En una primera fase (fase exploratòria), la deriva genètica actua sobre els diferents demes de la població (subdivisió poblacional) obtenint múltiples combinacions gèniques que exploren diferents pics adaptatius. En una segona fase (fase de selecció masal) la selecció natural expandeix la combinació gènica favorable en els demes que obtenen aquesta combinació, aconseguint un pic adaptatiu, augmentant de grandària i disseminant més emigrants als altres. En una tercera fase (fase de selecció interdèmica), aquestes combinacions gèniques s'expandeixen a la metapoblació mitjançant selecció interdèmica. En el seu model geomètric, Fisher considerava un o pocs pics molt similars entre si, on una població de gran grandària i amb aparellament aleatori està sotmesa principalment a l'acció de la selecció. Wright, en canvi, atorga molta més importància al paper de la deriva genètica i a l'existència de diferents pics adaptatius dins d'un mateix paisatge adaptatiu. Wright afirma (1931):

S'hi suggereix, en conclusió, que les diferents situacions estadístiques esperades entre les espècies naturals son adients per a tindre en compte els diferents tipus de processos evolutius que s'han descrit, i que aquestes condicions en la naturalesa, en particular, són sovint del tipus que produeixen un estat d'equilibri entre tendències, sobre les quals un nombre indefinit de processos evolutius depenen.⁸

Pot ser que no use la paraula força (*force*), però es necessita molt poc, un xicotet salt, per a passar a pensar en l'evolució com una teoria de forces una vegada es té la visió de Wright.

Per a la consolidació de la interpretació de forces, l'obra de Theodosius Dobzhansky *Genetic and the Origin of Species* (1937) va jugar un paper important. En ella Dobzhansky va popularitzar la definició d'evolució com a canvi en les freqüències gèniques, establint les proporcions Hardy-Weinberg com una regla bàsica. Al seu torn, Dobzhansky explicita la visió dinàmica de la teoria evolutiva, on els diferents agents funcionen com a forces que canvien les freqüències gèniques:

L'evolució es un procés de canvi o moviment. La descripció de qualsevol moviment pot ser dividit en dos parts: estàtica, la qual tracta sobre les forces que produeixen un moviment o l'equilibri d'aquestes forces; i la dinàmica, la qual tracta sobre el moviment en si i l'acció de les forces que el produeixen. Seguint aquest esquema, deuríem discutir, primer, els factors que produeixen els canvis en la composició genètica de les poblacions (estàtica evolutiva), i segon, les interaccions d'aquestes forces en la formació i desintegració de races i espècies (dinàmica evolutiva).⁹

En aquesta tercera edició de l'obra de Dobszhansky el llenguatge de forces (*force-talk*) es fa explícit, consolidant la interpretació de forces i explicant per què apareixen articles com els de L. C. Dunn, "Evidences of evolutionary

⁸ "It is suggested, in conclusion, that, the differing statistical situations to be expected among natural species are adequate to account for the different sorts of evolutionary processes which have been described, and that, in particular, conditions in nature are often such as to bring about the state of poise among tendencies on which an indefinitely continuing evolutionary processes depends" (WRIGHT 1931, 158).

⁹ "Evolution is a process of change or movement. Description of any movement may be divided into two parts: statics, which treats of the forces producing a motion and the equilibrium of these forces, and dynamics, which deals with the motion itself and the action of forces producing it. Following this scheme, we shall discuss, first, the factors which bring about changes in the genetic composition of populations (evolutionary statics), and second, the interactions of these forces in race and species formation and disintegration (evolutionary dynamics)" (DOBZSHANSKY 1951, 18).

forces leading to the spread of lethal gens in wild populations of house mice”, i L. Sandler and E. Novitski “Meiotic drive as an evolutionary force”, usant aquest llenguatge en aquesta dècada.

3. CRÍTICA DE LA VISIÓ ESTADÍSTICA

Aquesta visió dominant, no obstant això, s’ha vist desafiada en les últimes dues dècades. Diversos autors (WALSH *et al.* 2002; MATTHEN I ARIEW 2002, 2005, 2009; PIGLIUCCI i KAPLAN 2006; WALSH 2007; WALSH *et al.* 2017) han defensat que l’analogia de la teoria evolutiva amb la mecànica newtoniana no és sostenible. Per això postulen una nova visió denominada estadística (VE) —en contraposició al que s’ha denominat visió tradicional o dinàmica (VD)— on el procés evolutiu i les seues diferents parts (la selecció, la deriva, etc.) són un resultat merament estadístic, i per tant inseparables les unes de les altres. Defensen que no és possible, com en la mecànica newtoniana, separar les (suposades) diferents forces que actuen sobre les poblacions. Per a aquests autors, si hi ha una analogia correcta amb alguna branca de la física, no és amb la mecànica newtoniana, sinó amb la termodinàmica estadística. Fenòmens com l’increment de l’entropia no són explicats mitjançant processos causals sinó com meres tendències estadístiques. D’aquesta manera, les anomenades forces evolutives haurien d’entendre’s com una tendència estadística a nivell poblacional, abandonant qualsevol pretensió de rol causal d’aquestes. És a dir, serien simples agregats matemàtics d’esdeveniments a nivell individual (naixements, morts, reproduccions, etc.) (veure Taula 2).

TAULA 2

VISIÓ DINÀMICA	VISIÓ ESTADÍSTICA
Forces com a causes.	L’evolució és un conjunt de resultats constatables a nivell poblacional.
Estat de força zero: Llei Hardy-Weinberg.	No existeix l’estat de força zero. L’estat per defecte és la deriva.
Models de combinació i resolució de forces evolutives.	No es poden combinar perquè aquestes forces evolutives no existeixen.

En primer lloc ataquen la mateixa existència d'una Llei de força zero en la teoria evolutiva. Sostenen que la teoria evolutiva, a diferència de la mecànica newtoniana, depèn d'un substrat físic (la genètica mendeliana) per a funcionar. Aquesta dependència fa difícil imaginar, per a aquests autors, com podran separar-se les diferents forces i diferenciar-les de les produïdes pel substrat. Al seu torn, la llei Hardy-Weinberg no és aplicable a organismes de reproducció asexual, per la qual cosa no podria donar compte de la història evolutiva en un interval de dos mil milions d'anys. En tot cas, podem apel·lar al fet que la VD, favorable a l'analogia de forces, defensa la idea general que no existeix canvi en les freqüències gèniques i/o genotípiques si no actua alguna força sobre la població (més sobre açò en la secció 4). Per contra, per a la VE les poblacions, lluny d'estar en equilibri, es troben sotmeses contínuament a errors de mostreig (*sampling error*), coneguts com deriva genètica, les causes de la qual a nivell individual són indistingibles de les produïdes per la selecció natural. Per això resulta difícil per a aquests autors veure com es podria afegir la deriva genètica com una causa quan, per definició, manca de direcció (aquest tema es reprendrà en la subsecció 4.4).

Una de les característiques fonamentals de la mecànica newtoniana és que és possible diferenciar entre les diferents forces que actuen en un sistema i combinar-les. Aquesta resolució de forces permet comparar la força de la gravetat amb la força electroestàtica que, encara que apel·len a diferents unitats (massa i càrrega elèctrica, respectivament), són expressables vectorialment. No obstant això, aquest no seria el cas per a les forces evolutives. Centrant-se en la selecció natural, la VE defensa que la visió tradicional de l'eficàcia biològica (*fitness*)¹⁰ és eminentment comparativa, específica en contextos restringits i per això impossible d'usar els seus resultats concrets en altres contextos, obligant a estimar-la estadísticament pels seus efectes (el nombre actual de descendents). No és possible usar una llei d'addició com en la mecànica newtoniana, no sols respecte a l'eficàcia biològica sinó amb la resta de suposats factors que ens permeten dir quant canvi evolutiu es correspon a la selecció, quant a la deriva, quant a la mutació, etc. (veure Figura 5).

¹⁰ Els autors la denominen eficàcia intrínseca o vernacla (*vernacular fitness*) en contraposició a l'eficàcia predictiva (*predictive fitness*). La primera és l'habilitat d'un organisme per a sobreviure i reproduir-se (una visió causal) amb un caràcter comparatiu però no quantitatiu. L'eficàcia predictiva, en canvi, seria l'usada en genètica de poblacions: seria una mesura estadística del canvi evolutiu que prediu el canvi de freqüències gèniques, la taxa de creixement (positiva o negativa) esperada de les parts d'una població dividides sobre la base de la variació en algun gen o tret. Aquesta eficàcia biològica, per tant, no causa el creixement, sinó que és el creixement.

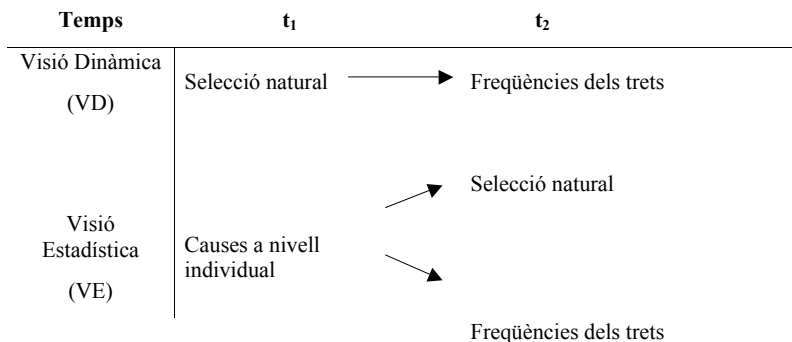


FIGURA 5. Adaptada de Shapiro i Sober (2007).

Per això els defensors de la VE apel·len al fet que els models que aporta la genètica de poblacions són sumaris estadístics de fets a nivell individual, agrupant-los en conjunts (*ensembles*) i fent emergir d'aquesta manera les tendències poblacionals. Aquestes, lluny de ser la causa del canvi, són una conseqüència del mateix i alhora són instanciables en qualsevol substrat. Per aquesta raó consideren que, com va intuir Fisher (1930)¹¹, el paral·lelisme més pròxim amb la física no és la mecànica newtoniana, sinó la mecànica o termodinàmica estadística la qual té una aplicabilitat universal —en tractar de conjunts— sense descriure la constitució de les entitats ni les seues dinàmiques.

Un avantatge que tindria VE enfront de VD és que aclariria diferents debats. Un d'ells seria sobre la visió negativa o positiva de la selecció natural respecte a la possessió dels trets dels individus (DARWIN 1859; DE VRIES 1904; AYALA 1970; SOBER 1984; GOULD 2002) o dit d'una altra manera, si la selecció crea al més eficaç o simplement el preserva. La VE dissoldria aquest problema ja que la selecció no té cap poder causal sobre l'individu, de la mateixa

¹¹ Certament, Ronald Fisher (1930) apel·la dues vegades a l'analogia de la mecànica estadística en la seua famosa obra. La primera és quan compara la teoria cinètica dels gasos amb la genètica mendeliana (FISHER 1930, 11). La segona quan compara el seu Teorema Fonamental de la Selecció Natural amb la segona llei de la termodinàmica (*ibid*, 36). Curiosament, tot seguit (37) Fisher enumera cinc diferències fonamentals entre el seu Teorema i la Segona llei de la termodinàmica: "(1) The systems considered in thermodynamics are permanent; species on the contrary are liable to extinction, although biological improvement must be expected to occur up to the end of their existence. (2) Fitness, although measured by a uniform method, is qualitatively different for every different organism, whereas entropy, like temperature, is taken to have the same meaning for all physical systems. (3) Fitness may be increased or decreased by changes in the environment, without reacting quantitatively upon that environment. (4) Entropy changes are exceptional in the physical world in being irreversible, while irreversible evolutionary changes form no exception among biological phenomena. Finally, (5) entropy changes lead to a progressive disorganization of the physical world, at least from the human standpoint of the utilization of energy, while evolutionary changes are generally recognized as producing progressively higher organization in the organic world."

manera que la teoria dels gasos no pot explicar per què una partícula concreta té la velocitat que té. L'altre debat seria sobre les "unitats de selecció", on pot actuar la selecció i, més important, quina seria la unitat fonamental: gens, individus, grups, etc. (LEWONTIN 1970; WILLIAMS 1992; OKASHA 2006). Sota la VE, la selecció ha quedat reduïda a un recompte o resum (*bookkeeping*), podent aplicar-se a qualsevol nivell (gènic, individual, etc.) sense apel·lar al seu poder causal.

Des que va ser formulada, la VE ha creat una enorme quantitat de literatura sobre aquest tema. En el que queda d'article analitzaré diversos dels problemes plantejats per la VE. No obstant això, els debats i les seues ramificacions han augmentat de manera incessant fent impossible entrar detalladament en tots i cadascun d'ells. Una mostra de les diferents posicions dels autors en contesa les he exposades en la Taula 3, resumint els elements principals que es debaten: nivell causal, poder causal de l'eficàcia biològica, entendre la selecció i la deriva com a parts del mateix procés o com a diferents processos, i marcs causals. El meu principal objectiu és mostrar les línies generals d'aquests debats, permetent a lector navegar entre ells i, en última instància, abordar-los proposant possibles solucions.

TEORIA DE L'EVOLUCIÓ

	ESTADÍSTICS	CAUSALISTES		NIVELL CAUSAL		EFICÀCIA BIOLÒGICA		SELECCIÓ/ DERIVA		MARC CAUSAL			
		Interpretació de forces	Altres	Individual	Poblacional	Causal	No causal	Un procés	Diferents processos	Intervencionista	Contrafactual	Probabilístic	Difference-maker
Abrams			*		*	*		*		*		*	
Arrew	*			*			*	*		*			
Bouchard			*	*		*		*	*				
Brandon		*			*	*		*		*			
Clatterbuck		*			*	*		*		*			
Filler		*			*	*		*		*			
Gildenhuis		*		*		*		*		*			
Glennan		*		*		*		*		*			
Glymour		*		*		*		*	*		*	*	*
Huneman		*			*			*		*			*
Kaplan	*			*		*		*			*		
Lewens	*	*		*		*		*	*				
Matthen	*			*		*		*					
McShea		*			*	*		*		*			
Millstein		*			*	*		*		*	*		
Otsuka		*		*		*		*	*	*	*	*	
Pence		*			*	*		*	*	*			
Pigliucci	*			*		*		*		*		*	
Ramsey		*		*		*		*	*	*			
Rosenberg		*		*		*		*	*	*			
Sarkar		*		*		*		*	*	*		*	*
Sober		*		*		*		*	*	*			
Stephens		*		*		*		*	*	*		*	*
Walsh	*			*		*		*	*	*			

TAULA 3. Panorama de las diferents postures que han adoptat alguns autors destacats respecte als temes derivats de la discussió entre estadístics i causalistes. Els autors que defensen totes dues opcions en una dicotomia és perquè han canviat la seua visió al llarg dels anys o perquè ambdues són compatibles. Si la secció apareix en blanc és perquè no s'han pronunciat respecte a eixe tema.

4. DEFENSA DE L'ANALOGIA DE FORCES

Com hem vist, hi ha un desafiament a la VD de la teoria d'evolutiva l'eix principal de la qual és atacar l'analogia amb la mecànica newtoniana. En els primers apartats defensaré que l'analogia és perfectament aplicable a la teoria evolutiva pel que fa a la selecció natural, a la mutació i a la migració. A la deriva genètica, per ser el punt més controvertit, li reservem els apartats 4.4 i 4.5.

4.1 Descomposició i composició de forces

Un dels avantatges de la combinació vectorial newtoniana és que permet descompondre el vector final en els diferents vectors que el componen. La pregunta que se'ns imposa és si podem separar la selecció natural, la mutació i la migració en els seus diferents components i si després podem combinar-los de nou. Comencem per la selecció. No és difícil trobar en els llibres de text el procés de selecció descompost en diferents fases del cicle vital (FONTDEVILA i MOYA 1999; FUTUYMA 2013). Així, els components de la selecció en organismes de reproducció sexual els podem dividir entre la supervivència i la reproducció. Això ja ens permetria contraargumentar a la VE, però podem seguir amb la divisió de la selecció en: selecció en viabilitat, selecció sexual, selecció en fecunditat i selecció gamètica (veure Figura 6).¹²

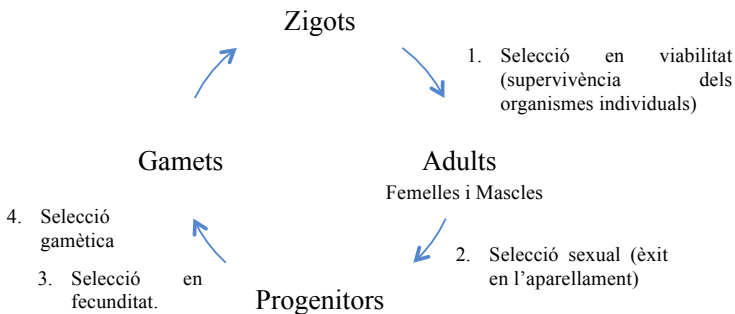


FIGURA 6. Components de la selecció en organismes de reproducció sexual. Adaptada de Futuyma (2013).

¹² Ací cal considerar dos elements. Primer, la divisió dels components de la selecció que afecten l'eficàcia no són universals —per exemple, els bacteris manquen d'èxit en l'aparellament (selecció sexual)—. Segon, es corre el risc de l'arbitrarietat en la subdivisió (ORR 2009). No obstant això, aquest risc d'arbitrarietat en la subdivisió també pot donar-se en mecànica clàssica.

Així mateix, la migració pot descompondre's entre la immigració i l'emigració, entre el nombre d'individus que exporta una població a una altra i els individus que rep al seu torn d'una altra població. De la mateixa manera, la mutació pot ser dividida: si tenim dos al·lells alternatius en un locus, A i B , podem obtenir la taxa de mutació de l'al·lel A cap al B i la taxa de mutació de l'al·lel B per a convertir-se en l' A (STEPHENS 2010). No sembla haver-hi problema a descompondre i compondre de nou aquestes forces evolutives. A més podem veure com interaccionen entre elles. Un model clàssic de genètica de poblacions que mostra aquestes interaccions és el d'equilibri mutació-selecció explicat, breument, en la secció 1 (veure Apèndix A2 per a més detalls). Aquest model simple, que contesta parcialment a la crítica de VE, pot complementar-se amb un altre que incloga també a la migració. Imaginem l'evolució de dos al·lells, A i B , en una població haploide i generacions discretes, on la freqüència de l'al·lel A en la següent generació (generació 2) és el producte del seu fitness, w_A , per la freqüència en la primera generació, p_1 . Així la seua freqüència en la generació 2 serà $p_2 = w_A p_1$. Aplicant el mateix raonament per a l'al·lel B la freqüència del qual serà q_1 , obtenim que la seua freqüència en la generació 2 serà $q_2 = w_B q_1$. La taxa de mutació des de l'al·lel A cap al B serà μ i des de l'al·lel B cap a l'al·lel A serà ν . Per part seua, la taxa de pèrdua de l'al·lel A per l'emigració serà m_{1A} i el guany del mateix per la immigració serà m_{2A} i les taxes de pèrdua i guany per l'emigració i immigració de l'al·lel B seran m_{1B} i m_{2B} respectivament. D'aquesta manera podem combinar el canvi genètic produït per l'acció de la selecció, la mutació i la migració per a la generació 2, per a tots dos al·lells, mitjançant

$$p_2 = w_A p_1 + p_1(1 - \mu) + (1 - p_1)\nu - m_{1A} + m_{2A}$$

$$q_2 = w_B q_1 + q_1(1 - \nu) + (1 - q_1)\mu - m_{1B} + m_{2B}$$

El model¹³ no és completament additiu, com semblen defensar Brandon i Ramsey (2007), en tant que el que s'ha calculat són les freqüències absolutes, per la qual cosa caldria normalitzar dividint per $p_2 + q_2$ per a obtenir les freqüències relatives (HITCHCOCK i VELASCO 2014). La falta d'una addició completa podria ser un punt a favor de la crítica de la VE segons la qual les forces evolutives no són tals perquè no permeten aquesta addició i, per tant, no serien capaços de separar-se i observar el seu poder causal amb independència les unes de les altres. Hitchcock i Velasco (2014) han assenyalat encertadament que aquests requisits tan estrictes no són assolits tampoc en diverses parts de la mecànica newtoniana. Així, en les forces electroestàtiques els cossos tenen una càrrega elèctrica però també una massa, per la qual cosa creen una força gra-

¹³ És un model presentat per Brandon i Ramsey (2007). Hi ha un model equivalent que substitueix la migració pel sistema d'aparellament en Templeton (2006, 377).

vitacional obtenint dues forces que sorgeixen al mateix temps; i de la mateixa manera ocorre amb la força de fricció, que sempre va acompanyada d'una força normal. L'addició vectorial, en sentit estricte, no pot aplicar-se a tots els sistemes newtonians. Per exemple, entre molècules polaritzades movent-se en un camp elèctric, on el moment elèctric induït de la molècula depèn de la localització de la molècula en aquest camp, i aquesta depèn al seu torn de la localització de les altres molècules i els seus camps (CORBEN i STEHLE 1994, 29).

4.2 Magnitud, direcció i sentit

En la mecànica newtoniana, els trets que caracteritzen als vectors són magnitud, direcció i sentit. La qüestió és si les forces evolutives posseeixen aquestes tres característiques. Hem vist en l'apartat anterior com la mutació tenia una magnitud —mesurada com la taxa de mutació respecte d'un al·lel feia l'altre al·lel— una direcció i un sentit —el canvi des d'un al·lel feia l'altre—. La migració també compta amb una magnitud —mesurada com la taxa de pèrdua o guany d'un al·lel per la seua emigració o immigració— i, a més d'una direcció i sentit —emigrant cap a una altra població o immigrant a la pròpia—. En el cas de la selecció natural comptem amb una magnitud clara, el coeficient de selecció, però respecte a la seua direcció i sentit hem de ser una mica més específics.

En genètica quantitativa la selecció sol dividir-se en tres possibles formes: direccional, estabilitzadora i disruptiva (GILLESPIE 2004; TEMPLETON 2006). La selecció direccional ofereix amb claredat el que necessitem ja en el seu mateix nom, on el fenotip extrem de la població es veu afavorit, dotant d'una direcció clara (vectorialment: sentit) al canvi poblacional. La selecció estabilitzadora afavoreix al fenotip intermedi en detriment dels fenotips extrems, mentre que la selecció disruptiva afavoreix als fenotips extrems enfront dels intermedis. En aquests dos casos, la direccionalitat de la selecció no resulta tan clara i podria posar en perill la seua representació vectorial, excepte si pensem en els fenotips de la població com subpoblacions que tenen el seu propi sentit. Això no és diferent al que ocorre amb la gravetat. Imaginem que en el nostre sistema solar es troben dos objectes amb igual massa i a la mateixa distància del Sol, però en costats oposats d'aquest. Si abstraïem els efectes de qualssevol altres objectes sobre aquest sistema, llavors les dues masses experimentaran una força amb la mateixa magnitud i direcció però amb sentit oposat. De la mateixa manera, en una població sotmesa a selecció estabilitzadora dues subpoblacions poden trobar-se equidistants del punt seleccionat però en costats oposats (BRANDON 2006).

La idea bàsica és que un procés com el de la selecció afavoreix a uns tipus concrets en la població en detriment d'uns altres —és a dir, actua de manera

discriminada— mentre que processos com la deriva, per definició, no afavoreixen a cap en concret —és a dir, actua de manera indiscriminada (MILLSTEIN 2002)—. D’aquesta manera, les diferents formes de selecció poden representar-se en els paisatges adaptatius, indicant quin tipus de fenotip està sent afavorit per la selecció (veure Figura 7).

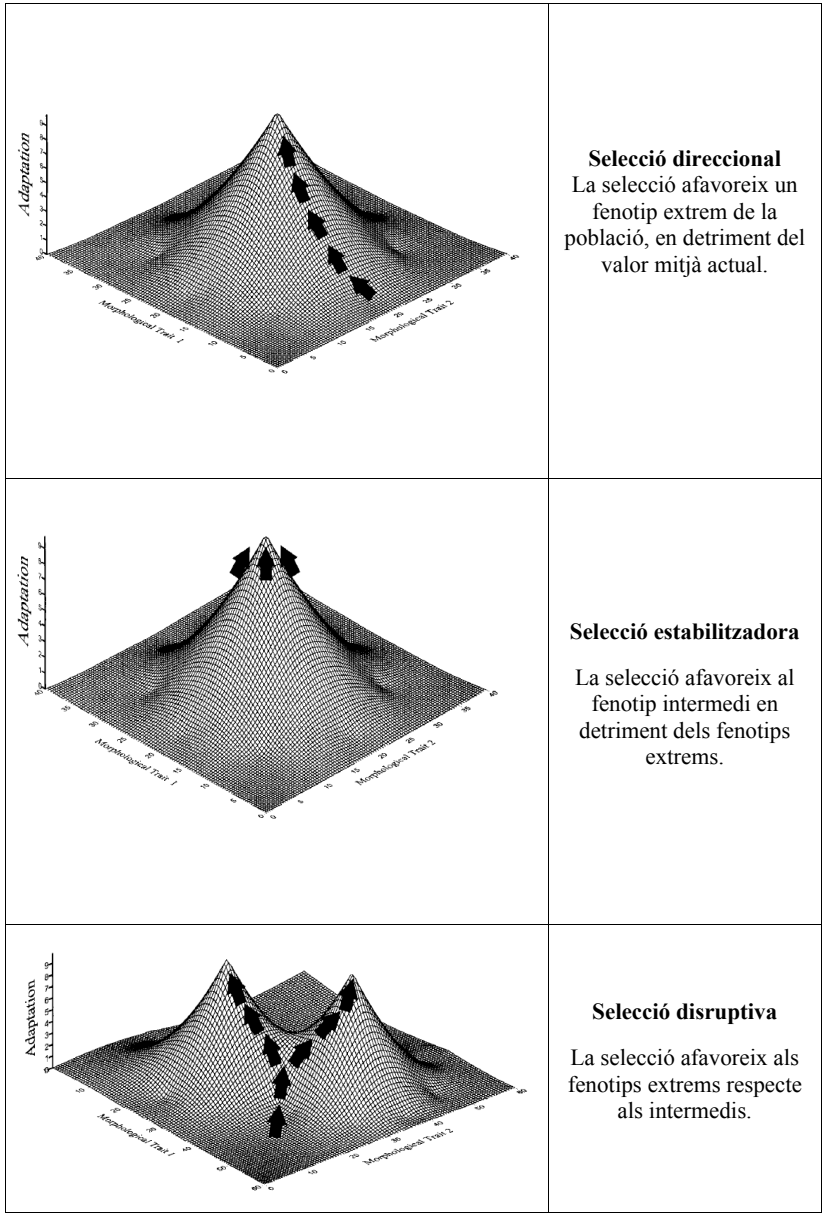


FIGURA 7. Adaptada de McGhee (2007).
Representació de tres formes de selecció en genètica quantitativa.

Les forces evolutives satisfan les propietats exigibles a un vector (magnitud, direcció i sentit) i a més permeten computar-les sense major problema. El seu comportament és anàleg a les forces newtonianes i, per això, l'analogia és il·luminadora. Així ho conceptualitza, per exemple, pel biòleg matemàtic Sean H. Rice: “Podem representar els seus efectes en termes de camps vectorials sobre un espai de freqüències al·lèliques [...] Combinar aquests processos resulta fàcil, en tant que, per a qualsevol valor de p podem simplement afegir els dos camps vectorials per aconseguir els efectes conjunts d'ambdós processos. En aquest sentit, selecció i mutació es comporten com les forces en física”¹⁴ (veure Figura 8). El model d'equilibri mutació-selecció és anàleg al comportament d'una bola de billar que es troba en repòs perquè dues forces amb igual magnitud però amb sentit oposat estan actuant sobre ella. De la mateixa manera, la mutació s'oposa a la selecció al no permetre que s'elimine l'al·lel recessiu, reintroduint-lo cada vegada.

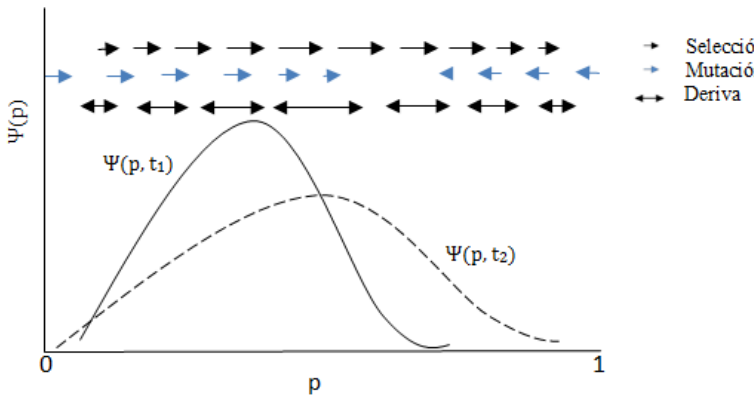


Figura 8. Adaptada de Rice (2004). En ella es mostra el desplaçament en la distribució de les freqüències al·lèliques de la població pels efectes direccionals de la selecció i la mutació, i el seu aplanament pels efectes de la deriva. Veiem que la deriva manca de direcció, ja que el seu canvi esperat en cada punt és zero.

4.3 Causalitat: processos i productes

Abans de seguir amb l'analogia de forces, és necessari una anotació respecte al caràcter causal d'aquestes. Diversos autors han defensat (STEPHENS 2004; MILLSTEIN 2006; SHAPIRO i SOBER 2007) que la VE perd l'element causal de les forces evolutives o processos evolutius perquè han centrat la seua atenció en el

¹⁴ “We can represent their effects in terms of vector fields over the space of allele frequencies [...] Combining these processes becomes easy, in that, for any value of p we can simply add together the two vector fields to get the joint effects of the two processes. In this sense, selection and mutation behave like forces in physics” (RICE 2004, 130-1).

producte o resultat d'aquestes forces i no en el procés. Aquesta ambigüitat entre procés i producte la podem trobar en la parla dels mateixos biòlegs i fins i tot en les definicions dels llibres de text. Si es pren al peu de la lletra la definició d'un procés pel seu resultat es corre el risc de caure en la fal·làcia operacionalista (STEPHENS 2004). Futuyma defineix la selecció natural com “la supervivència i/o reproducció diferencial de les classes d'entitats que difereixen en una o més característiques”; i Freeman i Herron l'entenen com “una diferència, en mitjana, entre la supervivència i fecunditat dels individus amb certs fenotips comparats amb individus amb altres fenotips”.¹⁵ Totes dues fórmules defineixen a la selecció natural pel seu efecte —la reproducció diferencial, la qual també és l'efecte de la deriva— i no sembla albirar-se cap contingut causal en elles. No obstant això, una lectura més detallada permet veure que aquesta visió a-causal, lluny de mantindre's, es converteix en una visió causal de la selecció. Per exemple, Futuyma afirma que “la deriva genètica i la selecció natural són les dues causes més importants de substitució al·lèlica —és a dir, de canvi evolutiu— en les poblacions”.¹⁶ A més a més, Futuyma sosté igual que altres autors (LANDE i ARNOLD 1983; FAIRBAIN i REEVE 2001) que cal diferenciar entre la selecció natural i l'evolució per selecció natural. La selecció natural com a tal es dona en condicions intra-generacionals, mentre que l'evolució per selecció natural seria un procés intergeneracional com a resposta a la selecció intrageneracional i dependent del component hereditari. La resposta a la selecció és el que hem denominat producte o resultat de la selecció. Freeman i Herron, per la seua part, defensen que existeixen quatre mecanismes principals causants de l'evolució: la selecció natural, la deriva, la mutació i la migració.

Aquesta confusió entre el procés i el producte la trobem també en les definicions de la deriva genètica, com quan Roughgarden ens diu que “la deriva genètica es el nom per als canvis en les freqüències gèniques causades per aquest error de mostreig”.¹⁷ A més, això es veu afavorit per l'ús de termes com a *efecte Sewall Wright*, l'*efecte Hedgescock*, etc., per a la deriva. Aquesta ambigüitat entre procés i producte, que sembla ser més comú en anglés,¹⁸ ha de ser aclarida

¹⁵ “The differential survival and/or reproduction of classes of entities that differ in one or more characteristics” (FUTUYMA 2013, G-9); “a difference, on average, between the survival or fecundity of individuals with certain phenotypes compared with individuals with other phenotypes” (FREEMAN i HERRON 2007, 803)

¹⁶ “Genetic drift and natural selection are the two most important causes of allele substitution —that is, of evolutionary change— in populations” (FUTUYMA 2013, 258).

¹⁷ “Genetic drift is the name for changes in gene frequency caused by this sampling error” (ROUGHGARDEN 1996, 57-8).

¹⁸ Alguns termes en anglés (“adaptation”, “get married”, etc; veure SOBER 1984, 196) fan referència tant al procés com al producte d'aquest procés. D'aquesta manera casar-se conclou en la condició de casat, o un tret adaptatiu conclou sent (sempre que la selecció natural fixe aquest tret adaptatiu en la població en les següents generacions) una adaptació (el producte, el qual fa referència a la seua història i no a la seua funció actual).

si volem veure el component causal de les forces evolutives. Si la nostra atenció es dirigeix solament cap al resultat o efecte (canvi en les freqüències gèniques) dels processos evolutius, no sols perdem el component causal d'aquests, sinó que se'ns escapen importants característiques evolutives. Tornem al nostre exemple del model d'equilibri mutació-selecció. En ell postulàvem que en una població un al·lel, *A*, era afavorit per la selecció en contra de l'al·lel *B*; mentre que la taxa de mutació des de l'al·lel *A* cap al *B* excedia a la taxa de mutació des de l'al·lel *B* cap a l'*A*. Passades diverses generacions la població arribava a un equilibri, on ja no hi havia canvi en les freqüències al·lèliques (ja no hi ha evolució). Segons els defensors de la VE, i si ens basem només en les definicions que se centren en el resultat de les forces evolutives, en la població no hi ha cap procés actuant ja que no hi ha evolució. No obstant això, ni la selecció ni la mutació han deixat d'actuar sobre la població, el procés d'ambdues continua donant-se però el seu efecte (l'evolució) no es produeix perquè totes dues forces, igual que en la mecànica newtoniana, es compensen (s'anul·len) (STEPHENS 2004; SHAPIRO i SOBER 2007).

Certament, la crítica de la VE ha obligat a replantejar de quina forma establim el poder causal dels principals processos evolutius. Especialment ha impel·lit a diversos autors a posicionar-se respecte al nivell on es troba el component causal de les dues forces —selecció i deriva— en les que s'ha centrat el debat. Alguns autors (BOUCHARD i ROSENBERG 2004; ROSENBERG i BOUCHARD 2005) han negat per complet la validesa de l'argument de la VE situant tota l'acció causal al nivell dels individus —i per tant tallant d'arrel la concepció de conjunt (*ensemble*) d'aquesta—. Rosenberg i Bouchard afirmen que el Principi de Selecció Natural és un principi causal perquè es basa a comparar les capacitats causals dels organismes per a sobreviure i reproduir-se (en el nivell individual).¹⁹ Aquest caràcter comparatiu s'observa en treballs teòrics com el de Wagner (2010), el qual elabora un test competitiu on dos genotips diferents competeixen entre ells, sent el guanyador aquell que aconsegueix ocupar més espai que l'altre, permetent la comparació entre diferents genotips i l'elaboració d'una escala de proporció de l'eficàcia.²⁰ Millstein (2006) replica que la selecció és causal però a nivell poblacional perquè, en necessitar almenys dos individus (la comparació de les capacitats dels organismes), la noció de Rosenberg i Bouchard col·lapsa en la noció poblacional. Aquesta visió no sembla allunyar-se de la usada pels biòlegs (veure LYNCH 2007 i RICE 2004).

¹⁹ Els autors defineixen, amb una redacció molt particular, aquest principi així: "PNS (x) (y) (E) [If x and y are competing organisms in generation n, and x is fitter than y in environment E, then probably, (there is some generation n', at which x has more descendants than y)]" (BOUCHARD i ROSENBERG 2004, 699).

²⁰ En realitat, aquesta elaboració teòrica no fa més que plasmar els experiments amb microorganismes realitzats des de fa dècades (veure ELENA i LENSKI 2003, i LUQUE 2016C).

La majoria dels filòsofs de la biologia que han entrat en la discussió s'han decantat per acceptar que la noció poblacional és necessària per a albirar el poder causal de la selecció i la deriva (STEPHENS 2004; REISMAN i FORBER 2005; MILLSTEIN 2006; SHAPIRO i SOBER 2007; ABRAMS 2007), encara que uns altres continuen defensant la noció causal a nivell d'individus (GLYMOUR 2006; GILDENHUYS 2011; BOURRAT 2019).²¹ Aquest debat, tanmateix, fa l'efecte de ser més un debat semàntic, això és, sobre termes i definicions, que un debat teòric substantiu. És clar que és necessari que existisca una població d'individus perquè es produïska l'evolució, ja que el que evolucionen són les poblacions i no els individus. Si definim com a procés poblacional aquell que requereix la presència de més d'un organisme, llavors podem denominar procés poblacional a la selecció o a la deriva. Però ha de quedar clar que tots dos processos, en contra del que defensa la VE, no són un element extra o *tertium quid* diferent dels organismes i la seua interacció amb l'ambient (HITCHCOCK i VELASCO 2014; LUQUE 2016A i 2016C).

Una possible crítica a la visió dinàmica és que no ha aconseguit articular una proposta causal unificada, desenvolupant els filòsofs de la biologia diferents concepcions causals en les quals integrar i articular la teoria evolutiva. Una de les més importants està basada en la noció intervencionista de la causalitat elaborada per Woodward (2003), la qual defensa que podem afirmar que C és una causa d'E si som capaços de manipular sistemàticament C perquè produïska un canvi en E. Vejam un exemple de causalitat *a la Woodward* en biologia evolutiva. Reisman i Forber (2005) analitzen l'experiment de Dobzhansky i Pavlovsky (1957) que va ser la primera demostració de l'efecte fundador. Dobzhansky i Pavlovsky van iniciar poblacions de laboratori de *Drosophila pseudoobscura* a partir d'una població en què una certa reordenació del tercer cromosoma (denominada PP) tenia una freqüència de 0.5. Es van establir dos tipus de poblacions, unes grans iniciades amb uns 5.000 individus i altres xicotetes amb 20 individus cadascuna. Al cap d'un any i mig (unes 18 generacions) els experimentadors van observar que la variació en les poblacions xicotetes era molt major que en les grans degut a aquest efecte fundador (una forma de deriva genètica), alterant el resultat de la selecció —la qual afavoria als heterozigòtics—. Per tant, en la línia de la concepció intervencionista de

²¹ Cal no confondre aquest argument amb el problema dels nivells o unitats de selecció. En aquests últims s'ha debatut específicament quins són els beneficiaris dels trets que afavoreix la selecció natural. Això es deu, en gran manera, a la postulació de l'existència d'adaptacions que afavoreixen, no als individus en particular, sinó al grup en el seu conjunt. Per contra, la discussió en el text principal fa referència a on establir la capacitat causal de la selecció. És a dir, tots els autors citats acceptarien un exemple clàssic de trets que afavoreixen als individus d'una població i no al grup (unitat de selecció: individus), però no estarien d'acord sobre on establir el poder causal de la selecció (nivell poblacional o nivell individual).

Woodward, la selecció i la deriva són causes del canvi evolutiu perquè alterant cadascun dels seus paràmetres (les eficàcies dels individus en un, la grandària poblacional en l'altre) s'obtenen sistemàticament canvis en les freqüències gèniques. La selecció i la deriva actuarien com a elements causals determinista i estocàstic, respectivament, com ocorre en molts sistemes físics. Així, si deixem caure una pedra pesada i un full de paper, la primera farà un recorregut simple i recte al terra mentre que la segona planejarà cap avall amb un recorregut complicat i erràtic. Encara que en tots dos casos tenim dues forces actuant, la força de la gravetat i la de fricció, el full de paper es veurà molt més afectada per la segona força mentre que la pedra patirà només xicotetes perturbacions (FUCHS 2013). De la mateixa manera, una població xicoteta es veurà més afectada per la deriva, mentre que una població gran es veurà més afectada per la selecció.

Les diferents interpretacions causals que han entrat en joc en aquest debat es poden englobar, en principi, en tres grans blocs:²² una visió intervencionista de la causalitat basada en Woodward (2003), que engloba diferents propostes com la interpretació de forces, la interpretació processal, etc. (REISMAN i FORBER 2005; SHAPIRO i SOBER 2007; MILLSTEIN 2006; CLATTERBURK 2015); una visió contrafàctica de la causalitat (GLENNAN 2009; HUNEMAN 2012); i una visió probabilística de la causalitat (RAZETO-BARRY i FRICK 2011; OTSUKA 2016). Aquesta varietat d'interpretacions causals podria ser considerada un punt feble en la visió causal de la teoria evolutiva. Tanmateix, això seria així només si la visió casual es veiés obligada alhora a salvar el suposat valor causal de cadascun dels factors que intervenen en la teoria apel·lant a nocions diferents de causa. Podria haver-hi pluralitat (i discussió entre filòsofs) però imaginem que qualsevol de les tres opcions sobre causalitat encaixara perfectament respecte als factors que intervenen en la teoria evolutiva. Llavors no hi hauria problema per als filòsofs de la biologia, però sí que n'hi hauria, en tot cas, per als filòsofs que discuteixen sobre la causalitat. Certament sembla desitjable que s'adopti una visió causal que englobe, si no totes, una gran part de les interpretacions causals (LUQUE 2016A i 2016B).

4.4 Deriva genètica: un procés sense direcció?

L'analogia de forces sembla trobar-se amb un gran problema en tractar amb la deriva genètica. Encara que podem atribuir una magnitud a la deriva genètica —la grandària poblacional N — no podem, en canvi, assignar-li una direcció. De fet, la deriva genètica per definició manca de direcció, és un

²² Per descomptat, en la literatura referent a la causalitat existeixen altres interpretacions causals no tractades en el debat. Veure Beebe *et al.* (2009) per a una introducció sistemàtica sobre causalitat.

procés no-direccional en tant que el canvi esperat en cada punt es zero (RICE 2004, 131). No obstant això, diversos autors han intentat, si no resoldre aquest problema, almenys matisar-lo prou per a continuar considerant la deriva com una força evolutiva en tant que constitueix un component causal essencial del fenomen evolutiu.

L'analogia amb la mecànica newtoniana s'ha posat en dubte a causa de les diferències entre la deriva i la resta de forces evolutives (LUQUE 2016A). Això es deu al fet que la deriva genètica posseeix diverses propietats diferents a la resta. La més important és que la deriva, per definició, no té direcció pel fet que les probabilitats que un gen o tret augmente o disminueixi en una població es cancel·len entre elles. Per tant, el canvi esperat és igual a zero, $E(\Delta\bar{z}) = 0$. Tanmateix, diversos autors han tractat de protegir l'estatus de força per a la deriva genètica: negant la seua suposada falta de direccionalitat (Stephens), estenent la noció de força (Filler) i cercant una força que també manque de direcció en física (Pence). Stephens (2004; 2010) postula que la deriva sí que té una direcció: condueix a les poblacions a l'homozigosi. Certament, un dels efectes d'una població sotmesa a la deriva genètica és que redueix la variabilitat al·lèlica present i, arribat un moment, es fixarà un tipus en la població. Filler (2009) per part seua, es mostra partidari de mantindre el parlar de forces (*force-talk*), però és conscient que un abús del terme pot buidar de contingut el mateix concepte de força. Així Filler postula dos criteris. El primer és que ha d'unificar fenòmens diversos, permetent-nos veure què tenen en comú aquests fenòmens. El segon és que ha de tindre una magnitud matemàtica específica precisa. Tots dos criteris els compleix amb escriure la deriva. Pence (2017) cerca un altre camí, en anar directament cap a la física per a trobar un fenomen que s'assembla prou a la deriva i que pugui ser considerat una força newtoniana. Pence afirma haver-ho trobat en el moviment brownià, el moviment fluctuant de les partícules en un líquid. El moviment brownià es modela estocàsticament mitjançant l'equació de Langevin, equivalent a la segona llei de Newton per a fenòmens estocàstics.

Encara que aquestes estratègies finalment tenen èxit (essencialment la de Pence), aquesta discussió passa per alt el punt crucial en el debat entre la VD i VE: l'estatus causal i l'estructura interna de la teoria evolutiva. Part de la discussió entre els VD i VE, lluny de millorar la nostra comprensió de l'estructura i causes de la teoria evolutiva, s'ha centrat algunes vegades en aspectes poc importants o tangencials —per exemple, la quantitat de pàgines dedicades a discutir sobre llançaments de monedes (WALSH *et al.* 2002; STEPHENS 2004 i 2010; PIGLIUCCI i KAPLAN 2006; WALSH 2007; OTSUKA *et al.* 2011; SARKAR 2011; CLATTERBUCK *et al.* 2013) i no sobre exemples biològics— però no aclarint necessàriament els elements fonamentals de la discussió: els models que

conformen la teoria evolutiva, la història de com es van construir aquests models, i l'ús que fan d'ells els mateixos investigadors. Seguint aquests elements fonamentals (els quals he delinat parcialment en el present article) podrem millorar la nostra comprensió de l'estructura i causes de la teoria evolutiva (tornaré sobre aquest punt en les Conclusions).

4.5 La deriva com a llei d'estat zero

Hi ha una altra possibilitat per a la deriva. El caràcter especial d'aquesta —sent l'única de les anomenades forces evolutives que manca de direcció i que és estocàstica, mentre que la resta tenen direcció i són deterministes— pot ser perquè que no estiguem davant d'una força més, sinó que estiguem davant el “estat per defecte” o, en termes newtonians, la llei de força zero de qualsevol sistema evolutiu. Alguns autors han explorat aquesta possibilitat. McShea i Brandon han defensat aquest l'estatus especial per a la deriva en detriment de la llei Hardy-Weinberg (MCSHEA i BRANDON 2010; BRANDON 2006, 2010). Ells postulen que la deriva, lluny de ser una força especial que s'introdueix en la població, és l'estat per defecte de les poblacions i per tant una llei de força zero, de la mateixa manera que la inèrcia és l'estat per defecte dels cossos en la mecànica newtoniana. En una línia d'argumentació similar, Sarkar (2011) situa a la deriva com l'estat per defecte de les poblacions. Sarkar elabora un model haploide amb una població tancada (no té migració) i que segueix les lleis mendelianes, en el qual només es tindran en compte la selecció, la mutació i la deriva. Sarkar assenyala que en cap moment s'ha esmentat la deriva en el model i, no obstant això, apareix en la seua elaboració a través de la grandària poblacional quan aquesta és finita. D'aquesta manera, la selecció i la mutació expressades en el model serien causes del canvi evolutiu. La deriva, en canvi, no seria una causa del canvi evolutiu, sinó una part constitutiva del sistema. Res causa que hi haja canvi on es dona un procés de mostreig constant en les poblacions finites, és el seu estat per defecte i d'ell sorgeix el caràcter estocàstic dels models en poblacions finites.

En Luque (2016B) done diferents raons de perquè la deriva no pot funcionar com una llei d'estat zero. La deriva posseeix unes característiques que no corresponen amb les característiques d'una llei d'aquest tipus. Aquestes lleis són intrínsecament idealitzacions que mai no poden realitzar-se de forma efectiva en sistemes reals i, a més, estableixen què és el que requereix explicació en el sistema. Així, la llei de la inèrcia estipula que és el canvi de velocitat d'un objecte el que requereix explicació. A més a més, com aquesta llei és una idealització (mai cap cos real pot estar en un sistema newtonià lliure de la influència de cap força), qualsevol cos que mantinga la seua velocitat constant

serà degut a diferents forces que s'anul·len entre elles. La deriva, en canvi, és un procés *real* al que estan sotmesos les poblacions, i els biòlegs li atorguen poder causal i explicatiu. En canvi, propose que el comportament per defecte dels sistemes evolutius és el que he anomenat el Principi d'Estasis (*Principle of Stasis*) que postula que si no hi ha cap causa evolutiva actuant en el sistema, aquest es mantindrà sense canvis (veure LUQUE 2016B per a més detalls).

5. CONCLUSIONS: UNA PROPOSTA DE RESOLUCIÓ DEL DEBAT

El present article ha fet una anàlisi del debat produït en els últims vint anys respecte a l'estructura causal de la teoria evolutiva. Originalment es va entendre com una teoria de forces. Amb l'objectiu de posar en relleu fins a on aquesta interpretació podia ser correcta, es van plantejar diferents crítiques i possibles solucions. Aquesta estratègia ens permet delimitar-la i traçar un perfil precís del seu abast. Crec que, entesa de manera correcta, la interpretació de forces ens ofereix una imatge correcta de l'estructura de la teoria evolutiva. Al meu entendre, l'estructura de la teoria evolutiva es compon de tres pilars fonamentals:

Llei d'estat zero. El Principi d'Estasis.

Llei conseqüencial. L'equació de Price.

Lleis font. Aquestes serien les diferents forces evolutives i les seues corresponents formulacions matemàtiques: selecció natural, deriva, mutació, migració, etc.

Com podem veure, tenim la mateixa estructura delineada per Sober. Tanmateix, les lleis d'estat zero i conseqüencial són diferents a les establertes originalment per Sober en 1984. Cadascuna compleix el seu paper establert. El Principi d'Estasis ens diu com es comporta el sistema si cap força o factor evolutiu actua sobre les poblacions. Aquestes forces evolutives estan englobades en les lleis font. Respecte a la llei conseqüencial, encara que els models de la genètica de poblacions han realitzat tradicionalment aquest paper, considere que l'equació de Price és el candidat idoni per al paper de llei conseqüencial de la teoria evolutiva. L'equació de Price unifica els diferents models simplificats elaborats al llarg del segle XX i anima als investigadors a trobar noves formes de la mateixa per a resoldre nous problemes –de manera similar a la funció que fa la segona llei de Newton en la mecànica clàssica (veure LUQUE 2017 per a més detalls). Un altre aspecte comú important és que totes dues lleis conseqüencials permeten arribar a la seua pròpia llei d'estat zero. En mecànica clàssica, si no existeix cap força, $F = 0$, llavors el cos es manté a velocitat constant, és a dir, segueix la llei de la inèrcia. En la teoria evolutiva, si no existeix cap força evolutiva, $Cov(w, z) = 0$ i $E(w\Delta z) = 0$, llavors no hi haurà canvi en les freqüèn-

cies gèniques (genotípiques o qualsevol altre tret d'interés). És a dir, $\bar{w}\Delta\bar{z} = 0$, seguint el Principi d'Estasis. Al seu torn, aquestes lleis conseqüencials permeten incorporar la interacció de les forces, mostrant fins i tot casos de simulacions d'estats zero quan es cancel·len entre elles. Seria el cas en mecànica clàssica de dues forces, $F1$ i $F2$, que actuen sobre el mateix cos amb igual magnitud i direcció però sentit contrari. És a dir: $F1 + (-F2) = 0$. En sistemes evolutius ho trobaríem, per exemple, amb la interacció entre la mutació, $E(w\Delta z)$, i la selecció $Cov(w, z)$, com en el cas d'equilibri mutació-selecció, on $Cov(w, z) + (-E(w\Delta z)) = 0$.

Malgrat tota la discussió desenvolupada sobre si les forces evolutives eren comparables a les forces newtonianes, l'estructura apuntada anteriorment indica que la majoria de debats han fallat en el punt central de la discussió. Aquesta deuria d'haver-se centrat en l'estructura interna de la teoria evolutiva (i de la mecànica newtoniana) i no en els elements externs d'ambdues. Per dir-ho en termes carnapians, no estem avaluant les similituds entre la teoria evolutiva i la newtoniana respecte a les seues concepcions "externes" sobre com el món és. Ans al contrari, estem avaluant les virtuts de cada marc conceptual considerant els seus objectius epistèmics i explanatoris "interns". Així, els avantatges d'aquesta estructura causal per a la teoria evolutiva són múltiples.²³ En primer lloc, elimina els problemes d'estendre el concepte de força més enllà de la mecànica clàssica, establint que una força evolutiva serà allò que afecte a alguns dels termes en l'equació de Price (com, de fet, fa la deriva genètica). En segon lloc, aquest marc causal és aplicable tant a la teoria evolutiva com a la mecànica newtoniana, i ens mostra quines són les seues semblances estructurals i la utilitat de la interpretació de forces. L'analogia newtoniana és il·luminadora perquè revela l'estructura interna de la teoria evolutiva i les causes que hi postula. La teoria està construïda a partir d'una llei d'estat zero que estipula un comportament per defecte i introdueix factors (les anomenades forces evolutives) que alteren aquest comportament. Aquesta és la raó de per què es va formular l'analogia de forces en el passat i per què continua hui en dia en la literatura biològica.

AGRAÏMENTS: Agraesc a un revisor anònim els seus comentaris, que milloraren el present text. Aquest treball ha sigut finançat pel Ministerio de Ciencia, Innovación y Universidades mitjançant un contracte Juan de la Cierva-formación (FJC2018-038661-I), i els projectes FFI2016-76799-P i FFI2017-89639-P.

²³ Per a més detalls sobre les possibilitats d'aquesta nova versió de la interpretació de forces, veure Luque (2018).

APÈNDIX

A1. Model matemàtic de Sewall Wright

La fórmula de la selecció independent de freqüència desenvolupada per Wright és la següent:

$$\Delta p = \frac{p(1-p)}{2\bar{w}} \frac{d\bar{w}}{dp}$$

on p és la freqüència d'un al·lel, \bar{w} és l'eficàcia mitjana poblacional, i $\frac{d\bar{w}}{dp}$ és el pendent de l'eficàcia mitjana. La direcció de l'evolució (és a dir, si p augmenta o disminueix) és proporcional a (per tant està determinat per) el pendent de la funció de l'eficàcia mitjana, canviant sempre de tal manera que l'eficàcia poblacional mitjana augmenta. Com $\frac{d\bar{w}}{dp}$ és igual a $\frac{d \ln(\bar{w})}{dp}$ i $\ln(\bar{w}) = \bar{m}$ és la taxa de creixement instantani per capita de la població, la selecció natural fa que la població *escale* cap al pic adaptatiu més pròxim —si existeixen diferents pics, la selecció espenta a la població a l'òptim més pròxim, que pot ser un òptim local i no necessàriament l'òptim global— escalant la població cap a punts cada vegada més alts en la corba de (GILLESPIE 2004; RICE 2004) com mostra la Figura 4.

A2. Model d'equilibri mutació-selecció

Suposem que q és la freqüència de la classe al·lèlica B i $p = 1 - q$ és la freqüència del classe al·lèlica A , per la qual cosa la mutació porta al següent canvi evolutiu:

$$\Delta q = p\mu$$

on μ és la taxa de canvi que cada còpia d' A se convertisca en B . Ara imaginem que hi ha selecció en contra de l'al·lel, per tant la fitness dels tres genotips AA , AB i BB són 1 , $1 - hs$, i $1 - s$ respectivament. Llavors, l'excés de fitness en mitjana de l'al·lel B (suposant aparellament a l'atzar) és:

$$B_a = p(1 - hs - \bar{w}) + q(1 - s - \bar{w})$$

Si la població està prop de l'equilibri selectiu, llavors $p \approx 1$, per tant $\Delta q = \mu$. Si suposem a més que, en estar prop de l'equilibri selectiu, quasi tots els individus de la població són homozigots AA , llavors la fitness mitjana $\bar{w} \approx 1$. Després de simplificar, obtenim que l'equilibri entre mutació i selecció ve donat per

$$\hat{q} = \frac{\mu}{hs + \hat{q}s(1-h)}$$

Encara que la seua forma més coneguda ve donada per a dominància completa ($h = 0$), quedant l'equació per a un al·lel recessiu deleteri autosòmic en equilibri (Templeton 2006)

$$\hat{q}^2 = \frac{\mu}{s} \rightarrow \hat{q} = \sqrt{\frac{\mu}{s}}$$

Llavors, la freqüència de l'al·lel deleteri es mantindrà en equilibri en la població perquè la selecció serà incapaç d'eliminar-ho en estar “amagat” entre els genotips heterozigòtics. Aquest model explica la gran quantitat de mutacions rares de les quals són portadores molts cromosomes en poblacions de diverses espècies (*Drosophila*, humans, etc.), les quals redueixen l'eficàcia dels heterozigòtics i són fins i tot letals per a l'homozigòtic portador de l'al·lel deleteri (FUTUYMA 2013).

REFERÈNCIES BIBLIOGRÀFIQUES

- ABRAMS, M. 2007, "How Do Natural Selection and Random Drift Interact?", *Philosophy of Science* 74: 666-79.
- BATESON, W. i SAUNDERS, E. R. 1902, "The Facts of Heredity in the Light of Mendel's Discovery", *Reports to the Evolution Committee of the Royal Society* I: 125-60.
- BEEBEE, H.; HITCHCOCK, Ch. i MENZIES, P. (ed.) 2009, *The Oxford Handbook of Causation*, Oxford: Oxford University Press.
- BOUCHARD, F. i ROSENBERG, A. 2004, "Fitness, Probability, and the Principles of Natural Selection", *British Journal for the Philosophy of Science* 55: 693-712.
- BOURRAT, P. 2019, "Evolution is about populations, but its causes are about individuals", *Biological Theory* 14(4): 254-66.
- BRANDON, R. 2006, "The principle of drift: biology's first law", *Journal of Philosophy* 103(7): 319-35.
- BRANDON, R. 2010, "A non-Newtonian model of evolution: the ZFEL view", *Philosophy of Science* 77(5): 702-15.
- BRANDON, R. i RAMSEY, G. 2007, "What's Wrong with the Emergentist Statistical Interpretation of Natural Selection and Random Drift?", D. HULL i M. RUSE (ed.), *Cambridge Companion to the Philosophy of Biology*. Cambridge: Cambridge University Press, 66-84.
- CAPONI, G. 2004, "La navaja de Darwin", *Ludus Vitalis* 12(22): 9-38.
- CLATTERBUCK, H. 2015, "Drift Beyond Wright-Fisher", *Synthese* 192: 3487-507
- CLATTERBUCK, H.; SOBER, E. i LEWONTIN, R. 2013, "Selection never dominates drift (nor vice versa)", *Biology and Philosophy* 29: 1-16.
- CORBEN, H. C. i STEHLE, P. 1994 (2a edició), *Classical Mechanics*, Nova York: Dover.
- CROW, J. i KIMURA, M. 1970, *An introduction to population genetics theory*. Minneapolis: Burgess Publishing Company.
- DARWIN, CH. 1859, *On the origin of species*, Londres: John Murray.
- DE VRIES, H. 1904, *Species and varieties: Their origin by mutation*, Chicago: The Open Court Publishing Company.
- DOBZHANSKY, T. 1951, *Genetic and the Origin of Species (third edition)*, Nova York: Columbia University Press.
- DOBZHANSKY, T. i PAVLOVSKY, O. 1957, "An Experimental Study of the Interaction between Genetic Drift and Natural Selection", *Evolution* 11: 311-9.
- ELENA, S. F. i LENSKI, R. E. 2003, "Evolution experiments with microorganisms: the dynamics and genetic bases of adaptation", *Nature Reviews Genetics* 4: 457-69.
- FAIRBAIN, D. J. i REEVE, J. P. 2001, "Natural Selection", CH. FOX, D. ROFF i D. FAIRBAIN (ed.), *Evolutionary Ecology. Concepts and Case Studies*, Oxford: Oxford University Press, 29-43.

- FILLER, J. 2009, "Newtonian forces and evolutionary biology: a problem and solution for extending the force interpretation", *Philosophy of Science* 76: 774-83.
- FISHER, R. 1930, *The genetical theory of natural selection*, Londres: Clarendon Press.
- FONTDEVILA, A. i MOYA, A. 1999, *Introducción a la genética de poblaciones*, Madrid: Síntesis.
- FORBER, P. i REISMAN, K. 2007, "Can there be stochastic evolutionary causes?", *Philosophy of Science* 74(5): 616-27
- FREEMAN, S. i HERRON, C. 2007 (4a edició), *Evolutionary Analysis*, Londres: Pearson.
- FUCHS, A. 2013, *Nonlinear Dynamics in Complex Systems*, Berlín: Springer.
- FUTUYMA, D. J. 2013 (3a edició), *Evolution*. Sunderland: Sinauer.
- GILDENHUYS, P. 2011, "Righteous modeling: the competence of classical population genetics", *Biology and Philosophy* 26(6): 813-35.
- GILLESPIE, J. 2004 (2a edició), *Population Genetics: A Concise Guide*, Baltimore: The John Hopkins University Press.
- GLYMOUR, B. 2006, "Wayward modeling: population genetics and natural selection", *Philosophy of Science* 73: 369-89.
- GOULD, S. J. 2002, *The structure of evolutionary theory*, Nova York: Belknap Press.
- HALDANE, J. B. S. 1932, *The Causes of Evolution*, Londres: Longmans, Green and Company.
- HARTL, D. i CLARK, A. 1997 (3a edició), *Principles of population genetics*, Sunderland: Sinauer.
- HITCHCOCK, H. i VELASCO, J. 2014, "Evolutionary and Newtonian forces", *Ergo* 1(2): 39-77.
- HUNEMAN, P. 2012, "Natural selection: A case for the counterfactual approach", *Erkenntnis* 76(2): 171-94.
- LANDE, R. i ARNOLD, S. 1983, "The measurement of selection on correlated characters", *Evolution* 37: 1210-26.
- LEWONTIN, R. 1970, "The units of selection", *Annual Review of Ecology and Systematics* 1: 1-18.
- LUQUE, V. J. 2016A, "Drift and evolutionary forces: scrutinizing the Newtonian analogy", *Theoria* 31(3): 397-411.
- LUQUE, V. J. 2016B, "The Principle of Stasis. Why drift is not a Zero-Cause Law", *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences* 57: 71-9.
- LUQUE, V. J. 2016C, "From toys to games: overcoming the view of natural selection as a filter", *Kairos* 17(1): 1-24.
- LUQUE, V. J. 2017, "One equation to rule them all. A philosophical analysis of the Price equation", *Biology and Philosophy* 32(1): 97-125.
- LUQUE, V. J. 2018, "Is there room for a new foundation for the force interpretation?", C. SABORIDO, S. OMS i J. GONZÁLEZ DE PRADO, *Actas del IX Con-*

- greso de la Sociedad de Lógica, Metodología y Filosofía de la Ciencia en España, 353-7.
- LYNCH, M. 2007, "The Frailty of Adaptive Hypotheses for the Origins of Organismal Complexity", *PNAS* 104: 8597-604.
- MARSHALL, J. A. R. 2009, "The donation game with roles played between relatives", *Journal of Theoretical Biology* 260: 386-91.
- MATTHEN, M. i ARIEW A. 2002, "Two ways of thinking about fitness and natural selection", *Journal of Philosophy* 99(2): 55-83.
- MATTHEN, M. i ARIEW, A. 2005, "How to understand causal relations in natural selection: reply to Rosenberg and Bouchard", *Biology and Philosophy* 20: 355-64.
- MATTHEN, M. i ARIEW, A. 2009, "Selection and causation", *Philosophy of Science* 76: 201-24.
- MAUDLIN, T. 2004, "Causation, counterfactuals, and the third factor", J. D. COLLINS, N. HALL i L. A. PAUL (ed.), *Causation and counterfactuals*, Cambridge: The MIT Press, 419-43.
- MCGHEE, G. 2007, *The Geometry of Evolution*, Cambridge: Cambridge University Press.
- MC SHEA, D. i BRANDON, R. 2010, *Biology's first law: the tendency for diversity and complexity to increase in evolutionary systems*, Chicago: University of Chicago Press.
- MILLSTEIN, R. 2002, "Are random drift and natural selection conceptually distinct?", *Biology and Philosophy* 17(1): 33-53
- MILLSTEIN, R. 2006, "Natural selection as a population-level causal process", *British Journal for Philosophy of Science* 57(4): 627-53
- NEWTON, I. 1846 [1687], *The Mathematical Principles of Natural Philosophy*, Nova York: Daniel Adee.
- OKASHA, S. 2006, *Evolution and the levels of selection*, Oxford: Oxford University Press
- OKASHA, S. 2008, "Fisher's Fundamental Theorem of Natural Selection—A Philosophical Analysis", *British Journal for the Philosophy of Science* 59: 319-51.
- ORR, H. A. 2009, "Fitness and its role in evolutionary genetics", *Nature Reviews* 10: 531-9.
- OTSUKA, J. 2016, "Causal foundations of evolutionary genetics", *British Journal for Philosophy of Science* 67: 247-69
- OTSUKA, J.; TURNER, T.; ALLEN, C. i LLOYD, E. 2011, "Why the causal view of fitness survives", *Philosophy of Science* 78(2): 209-24
- PENCE, CH. 2017, "Is Genetic Drift a Force?", *Synthese* 194(6): 1967-88.
- PIGLIUCCI, M. i KAPLAN, J. 2006, *Making sense of evolution: the conceptual foundations of evolutionary theory*, Chicago: University of Chicago Press.

- PLUTYNSKI, A. 2007, "Drift: A historical and conceptual overview", *Biological Theory* 2(2): 156-67.
- RAZETO-BARRY, P. i FRICK, R. 2011, "Probabilistic causation and the explanatory role of natural selection", *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences* 42: 344-55.
- REISMAN, K. i FORBER, P. 2005, "Manipulation and the Causes of Evolution", *Philosophy of Science* 72: 1113-23.
- RICE, S. H. 2004, *Evolutionary Theory: Mathematical and Conceptual Foundations*, Sunderland: Sinauer.
- ROSENBERG, A. i BOUCHARD, F. 2005, "Matthen and Ariew's Obituary for Fitness: Reports of Its Demise Have Been Greatly Exaggerated", *Biology and Philosophy* 20: 343-53.
- ROUGHGARDEN, J. 1996, *Theory of Population Genetics and Evolutionary Ecology: An Introduction*, Upper Saddle River: Prentice Hall.
- ROUGHGARDEN, J. 1998, *Primer of Ecological Theory*, Upper Saddle River: Prentice Hall.
- RUSE, M. 1973, *The Philosophy of Biology*, Londres: Hutchinson
- SARKAR, S. 2011, "Drift and the causes of evolution", P. MCKAY, F. RUSSO i J. WILLIAMSON (ed.), *Causality in the Sciences*, Oxford: Oxford University Press, 444-69.
- SHAPIRO, L. i SOBER, E. 2007, "Epiphenomenalism: the do's and the don'ts", G. WOLTERS i P. MACHAMER (ed.), *Thinking about causes: from Greek philosophy to modern physics*, Pittsburgh: University of Pittsburgh Press, 235-64.
- SKIPPER, R. i DIETRICH, M. 2012, "Sewall Wright's Adaptive Landscape: Philosophical Reflections on Heuristic Value", E. SVENSSON i R. A. CALSBEEK (ed.), *The Adaptive Landscape in Evolutionary Biology*, Nova York: Oxford University Press, 16-25.
- SOBER, E. 1984, *The Nature of Selection*, Cambridge: MIT Press.
- STEPHENS, CH. 2004, "Selection, drift, and the 'forces' of evolution", *Philosophy of Science* 71(4): 550-70.
- STEPHENS, CH. 2010, "Forces and Causes in Evolutionary Theory", *Philosophy of Science* 77(5): 716-27.
- STOLTZFUS, A. i CABLE, K. 2014, "Mendelian-Mutationism: The Forgotten Evolutionary Synthesis", *Journal of the History of Biology* 47: 501-46.
- TEMPLETON, A. R. 2006, *Population Genetics and Microevolutionary Theory*, Nova Jersey: Wiley.
- TENAILLON, O. 2014, "The Utility of Fisher's Geometric Model in Evolutionary Genetics", *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 45: 179-201.
- WAGNER, G. P. 2010, "The measurement theory of fitness", *Evolution* 64(5): 1358-76.

- WALSH, D. 2007, "The pomp of superfluous causes: the interpretation of evolutionary theory", *Philosophy of Science* 74: 281-303.
- WALSH, D.; LEWENS, T. i ARIEW, A. 2002, "The trials of life: natural selection and random drift", *Philosophy of Science* 69(3): 429-46.
- WALSH D. M.; ARIEW, A. i MATTHEN, M. 2017, "Four Pillars of Statisticalism", *Philosophy and Theory in Biology* 9 (20170609).
- WILLIAMS, G. C. 1992, *Natural selection: domains, levels, challenges*, Oxford: Oxford University Press.
- WOODWARD, J. 2003, *Making Things Happen: A Theory of Causal Explanation*, Oxford: Oxford University Press.
- WRIGHT, S. 1931, "Evolution in Mendelian populations", *Genetics* 16: 97-159.