

Una aproximación TEÓRICA al concepto de INDIVIDUO

Francisco E. **Fontúrbel**
Carla V. **Barriga**

¿QUÉ ES UN INDIVIDUO?

Según el diccionario, individuo viene del latín *individuus*, que significa literalmente, “sin división”.¹ El término “individuo” tiene acepciones distintas en filosofía y en biología. En esta última existen diversos puntos de vista para definir este término, y esto da lugar, a una gran ambigüedad² y dificulta la pregunta ¿qué es el individuo?

Los individuos, desde el punto de vista biológico, son seres unitarios e indivisibles, que conservan sus propiedades críticas (fisiológicas y estructurales¹). En alguna literatura se emplea el término “individuo” como sinónimo de “organismo”, mientras que en otros textos se usa el término “individuo” en un sentido más estricto, haciendo referencia a entidades integrales y localizadas, razonablemente bien limitadas en el tiempo y el espacio.²

La definición de individuo se complica cuando se aborda desde una perspectiva biológica más amplia, puesto que introduce en el esquema de análisis una variable lógica y fundamental: la vida; y es así que en realidad la pregunta posiblemente se estructuraría en ¿qué es un individuo vivo? y, contrariamente al caso del diccionario, no tenemos una respuesta única para responder a esto, ni existe un acuerdo absoluto sobre cómo se define, en términos biológicos, un individuo.² Santelices² y Michod y Nedelcu,¹ plantean que un organismo puede definirse (desde la visión de la biología clásica) en términos de su homogeneidad genética, de su unicidad genética y de su autonomía fisiológica, aunque no necesariamente todos estos criterios se cumplen simultáneamente en los distintos *phyla* conocidos en la actualidad.²

En el presente documento se pretende explicar la idea de lo que es un individuo, en términos biológicos, desde la perspectiva de diferentes autores y criterios, mediante un metanálisis de las propiedades emergentes de los niveles de organización, los conceptos de especie y de la concepción de individuo como sujeto de estudio y unidad de selección, a nivel evolutivo.³

ENTONCES, ¿CÓMO DEFINIMOS UN INDIVIDUO?

Es fácil reconocer un ser vivo en la naturaleza, ya sea éste un insecto, una planta o una bacteria, pero ¿qué definición se puede usar que los englobe y caracterice a todos? Solomon *et al.*⁴ plantean y definen siete características fundamentales de los seres vivos: 1) se encuentran en un nivel de organización determinado, 2) se desarrollan y crecen, 3) regulan sus procesos metabólicos, 4) sus células tienen capacidad de movimiento, 5) son capaces de reaccionar a estímulos, 6) se reproducen, y 7) evolucionan y se adaptan.

Estas características basadas en la biología celular (que responde al principio 1) fueron universalmente aceptadas hasta mediados del siglo xx, dichas ideas pierden validez cuando se caracterizaron a detalle a los virus, y posteriormente a los viroides, viriones y priones,^{5,6,7} los que a pesar de no poseer una estructura celular, carecer de un metabolismo autónomo y de una capacidad propia e independiente de moverse y responder a estímulos del medio, eran capaces de reproducirse (no independientemente, sino empleando otros sistemas biológicos), de adaptarse y de evolucionar a gran velocidad, debido a sus elevadas tasas de mutación,^{5,6} y esto nos dificulta el poder definir al individuo bajo los parámetros anteriormente descritos.

La siguiente teoría en caer, fue la que planteaba que los individuos transmiten su información de generación en generación mediante la molécula de DNA, la cual se transcribe a mRNA y éste se traduce a nivel del tRNA y los ribosomas para dar lugar a la estructura primaria de las proteínas. El descubrimiento de los retrovirus en primera instancia, y posteriormente de otros virus de RNA, los viroides, viriones y priones descarta esta visión y dificulta aún más la definición de individuo.

Más allá de las características fundamentales de la biología clásica se han hecho intentos por definir a un individuo, pero en todos los casos, la cantidad de excepciones que se plantean es demasiado grande.² Actualmente se aceptan tres principios fundamentales para definir al individuo: la homogeneidad genética, la unicidad genética y la autonomía fisiológica.^{1,2,8} A continuación se discute cada uno de ellos:

a) Homogeneidad genética: se refiere al conjunto de caracteres genéticos heredables en una determinada población. Se asume que los cambios heredables, por adaptación, se dan a nivel de una población y se excluye la posibilidad de tener más de una línea celular presente simultáneamente en el acervo genético de un organismo.^{2,3} En hongos, por ejemplo, es bastante común la formación de quimeras mediante procesos de fusión citoplasmática.²

b) Unicidad genética: se refiere a la existencia de genotipos únicos en cada población, es decir, que cada individuo de la población es genotípicamente único. Este concepto excluye a aquellos individuos unitarios y no unitarios como, por ejemplo, los gemelos homocigóticos en *Homo sapiens* o los brotes vegetativos en *Fragaria vesca*. Quedan al margen de este principio todos aquellos organismos que se reproducen de forma clonal (vegetativa) y aquellos que forman unidades modulares,^{2,9} limitándose únicamente a aquellos que presentan reproducción sexual típica y sin excepciones.

c) Autonomía fisiológica: Autonomía y fisiología son dos rasgos principales del reino animal, según lo define Huxley;² de acuerdo con este criterio, los individuos son un “todo” que sólo adquiere significado real al relacionarse con el medio, de forma, también, unitaria. Esto deja al margen a especies que viven en colonias, organismos modulares, insectos sociales y un largo etcétera, puesto que no todos los individuos son necesariamente autónomos fisiológicamente hablando.^{2,9}

Bajo la visión clásica de individuo, estos atributos “clave” del individuo lo definen de acuerdo a su ocurrencia plena y simultánea, Santelices^{2,10} y Michod y Nedelcu¹ han documentado numerosos casos en los

que no se cumplen las tres condiciones clave anteriormente descritas, y estos casos son demasiado numerosos para ser considerados, simplemente, como excepciones.²

Respecto a la homogeneidad genética, Santelices¹⁰ discute acerca de la ocurrencia de conformaciones genéticas en mosaico y formación de quimeras. Inicialmente esta situación había sido considerada como excepcional, aunque diversos estudios han mostrado que, en todo caso, es una situación bastante normal y común en varios grupos de individuos.

La formación de mosaicos responde a la existencia de dos poblaciones celulares, –con genotipos distintos– en un mismo individuo, que se originó a partir de un único genotipo cigótico; esta situación puede ser causada por mutaciones ocurridas durante el desarrollo, y que permanecen hasta la etapa adulta del individuo,¹⁰ como sucede con el monito del monte, *Dromiciops gliroides*, en los bosques templados del Sur de Chile.¹¹ La formación de quimeras, en cambio, se refiere a individuos con dos o más genotipos diferentes en un mismo individuo, pero originados a partir de diferentes cigotos; este fenómeno se presenta por fusiones alogénicas (como en el caso de los hongos), involucrando cambios fisiológicos o estructurales mayores que en el caso de la conformación en mosaicos, y siendo por ende, menos frecuentes. No quedan claras las diferencias que ambos procesos significan para el organismo.¹⁰

La formación de quimeras se observa con mayor frecuencia en plantas y animales marinos, mientras que la conformación en mosaico es más frecuente en individuos terrestres.¹⁰ Aún no quedan totalmente claras las causas y las razones por las que ocurren estos procesos. Respecto a la conformación en mosaicos, aparentemente no existen mecanismos de protección o de prevención en los organismos para evitar esta situación, mientras que en los individuos quiméricos se han reportado estrategias y mecanismos de histocompatibilidad para regularlos y, eventualmente, prevenirlos, siendo ésta una situación más común en hongos y en insectos.¹⁰

En organismos de organización más simple, el cambio de algunas características funcionales del individuo por uno de estos procesos puede resultar



© Anamaría Ashwell, de la serie *Imágenes*, 2007.

benéfico a nivel de la eficacia biológica, mientras que a nivel de organismos más complejos (pluricelulares) resulta ser más incierto el destino que estos individuos tendrán, porque están involucrados procesos y factores también más complejos, como por ejemplo, el crecimiento.¹⁰

Respecto a la unicidad genética y a la autonomía fisiológica, Monro y Poore⁹ plantean como ejemplo que no cumple estas dos condiciones a las algas rojas macroscópicas.

En el caso de individuos modulares, como las algas rojas,⁹ no se cumple el principio de unicidad genética, puesto que son organismos modulares donde los distintos módulos pueden ser clones (genéticamente idénticos) entre sí y, eventualmente, tampoco se cumple el principio de homogeneidad genética por razones similares a las descritas por Santelices.¹⁰ Los individuos modulares tampoco cumplen *sensu stricto* con el principio de autonomía fisiológica, puesto que los distintos módulos pueden asumir una cierta diferenciación de funciones

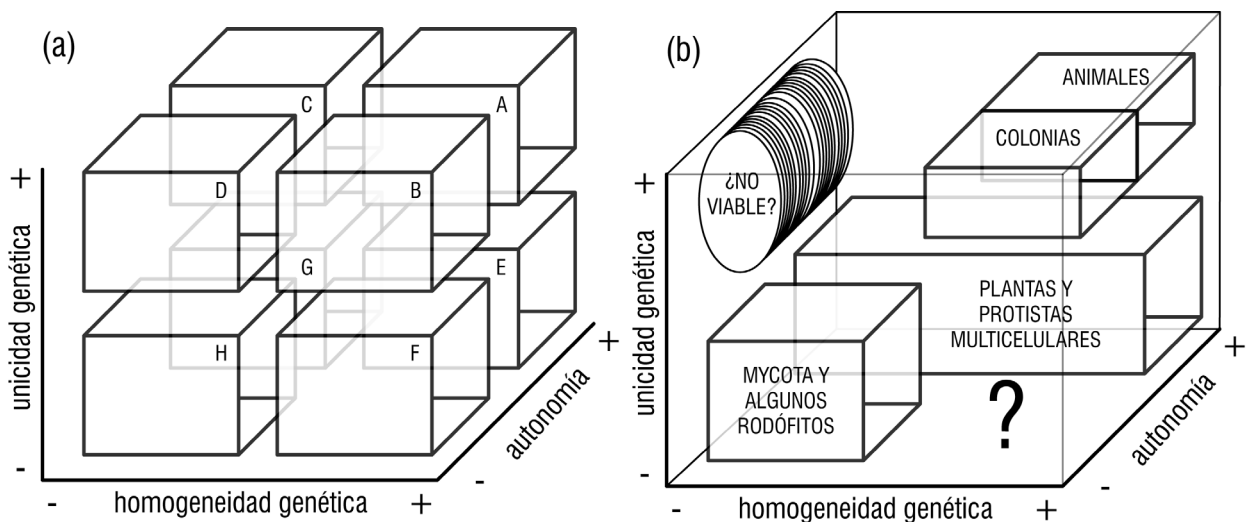


FIGURA 1: (a) Matriz tridimensional 2x2x2 planteada por Santelices,² para explicar la ocurrencia de ocho tipos distintos de individuo, de acuerdo a la presencia (+) o ausencia (–) de los tres atributos fundamentales de individuo. Los individuos de tipo A se refieren a los individuos unitarios, que cumplen con los tres principios fundamentales. Los individuos B se refieren a organismos que carecen de autonomía (por ejemplo, colonias sociales de insectos). Las unidades C y D se refieren a organismos genéticamente únicos cuyos genotipos han cambiado marcadamente durante el desarrollo. Las unidades E y G incluyen a los clones o cualquier individuo con replicación asexual e idéntica, siendo los de tipo E más inestables que los de tipo G. Los de tipo H incluyen a quimeras propagadas clonalmente e individuos gregarios, carentes de autonomía y genéticamente inestables. Los de tipo F incluyen a organismos que si bien son genéticamente homogéneos, no son genéticamente únicos ni autónomos; hasta ahora no se ha reportado ningún individuo que cumpla con estas características. (b) Distribución de representantes vivientes conocidos actualmente (redibujado a partir de Santelices²).

y ser interdependientes entre sí.^{8,9} Es así que, varios taxa de individuos, pueden no cumplir con ninguno de los tres principios fundamentales de la definición de individuo.

Respecto a situaciones como las ejemplificadas anteriormente, Santelices² plantea la existencia de más de un tipo de individuo, con base en la presencia o ausencia de los tres atributos fundamentales del individuo “clásico”, para ello, elaboró una matriz tridimensional de 2x2x2 con las diferentes posibilidades de combinación, generando ocho tipos teóricos de individuo (Figura 1a).

La conformación de individuos en alguno de los ocho tipos teóricos está dada en función a la adecuación biológica (*fitness*) diferencial de cada uno; esto se debe a la organización de cada población y, eventualmente, a mutaciones deletéreas que generan la pérdida o modificación de líneas celulares.² Cada individuo responde a una estrategia evolutiva individual y propia para cada caso particular, en función al nivel de organización donde se

encuentre. No se conocen organismos en los otros tipos teóricos (Figura 1b) propuestos por Santelices,² pero queda abierta la pregunta: ¿cuántos tipos de individuos quedan aún por descubrir?

EL INDIVIDUO:

NIVELES DE ORGANIZACIÓN, PROPIEDADES EMERGENTES Y EL CONCEPTO DE ESPECIE

Continuando en la búsqueda del concepto de individuo, veamos qué sucede con los niveles de organización y las propiedades emergentes, partiendo del más básico que es el nivel químico, constituido por átomos y moléculas, indispensables para la vida como el oxígeno molecular y el agua. En este caso, las propiedades emergentes son evidentes, puesto que la combinación de átomos gaseosos como el hidrógeno y el oxígeno, da lugar a una molécula líquida de propiedades muy diferentes, como el agua.⁴ En una siguiente instancia se originan las macromoléculas (proteínas, lípidos, carbohidratos y ácidos nucleicos). Del nivel químico pasamos al nivel de organelos que, posteriormente, lleva a constituir un nivel celular, considerado como el

primer nivel vivo de la organización, en el que ya se puede hablar de individuo, porque la célula reúne todas las características estructurales y fisiológicas necesarias para poder funcionar autónoma y unitariamente.

Si bien las células son capaces de funcionar auto-suficientemente (por ejemplo, eubacterias, arqueobacterias y protistas), la evolución y presiones de selección han hecho que las células eucariotas también puedan agruparse para formar conjuntos multicelulares, y es así que las asociaciones coordinadas y ordenadas de células forman el nivel de tejidos, y a su vez los tejidos forman el nivel de órganos y éstos el nivel de sistemas, siendo estos últimos tres niveles no autónomos en sí, ya que tienen que reunirse de manera coordinada para formar el nivel de organismo multicelular, en el que también podemos hablar de individuo, con bastante propiedad, y podríamos considerar a este individuo como unidad de estudio y como unidad de selección, en términos evolutivos. Los organismos se reúnen para formar poblaciones, y éstas se reúnen para dar lugar a comunidades, la conjunción de las comunidades con el medio abiótico en el que viven da lugar al ecosistema y, finalmente, la reunión de los ecosistemas del planeta da lugar a la biósfera. Conforme surgen nuevas propiedades emergentes, por supuesto, cambia también nuestra forma de entender al individuo según el contexto.

Al igual que sucede con la definición de individuo, no existe una definición única y universal de especie, sino que existen numerosas definiciones que pueden ser evaluadas en términos de la meta o propósito para los que fueron propuestas.¹² A continuación se hará referencia a las tres definiciones clásicas de especie y a la nueva definición, según el trabajo de Templeton.¹²

a) Concepto evolutivo de especie. Se refiere a la población o grupo de poblaciones, que comparten un “destino evolutivo común” a través del tiempo.¹²

b) Concepto de especies de aislamiento. También conocido como concepto biológico de especie (definido por Mayr en 1963), son los grupos de poblaciones naturales, actualmente o potencialmente capaces de entrecruzamiento, que se encuentran aislados reproductivamente de otros grupos similares.¹²

Este concepto se fundamenta en los mecanismos de aislamiento reproductivo, puede resultar (total o parcialmente) incompatible con la especiación alopátrica (según definiciones de Smith y Smith¹³), puesto que sólo considera barreras de tipo reproductivo.

c) Concepto de especie de reconocimiento. Propuesto por Paterson, en 1985, se plantea como una alternativa de desambiguación para el concepto de especie de aislamiento, mediante la introducción de una variable clave en el análisis: el comportamiento.¹²

A partir de un análisis de los tres conceptos anteriormente mencionados, Templeton¹² propone el concepto cohesivo de especie, generando una definición más inclusiva, en consideración de que los individuos poseen el potencial para la cohesión fenotípica a través de mecanismos intrínsecos de cohesión, como lo son 1) la intercambiabilidad genética y 2) la intercambiabilidad demográfica. Las ventajas de esta nueva definición se manifiestan en:

- Linajes evolutivos que limitan las fronteras poblacionales por acción de fuerzas microevolutivas, selección natural y deriva génica.



© Anamaría Ashwell, *El piano* (detalle), 2005.

- Diversos mecanismos de cohesión con base genética pueden tener un rol importante en la definición de una especie.

- Asume que no todas las especies serán mantenidas por los mismos mecanismos de cohesión, por lo que el concepto se hace más inclusivo que exclusivo.

- La intercambiabilidad genética y la intercambiabilidad demográfica no son excluyentes entre sí, y permiten analizar a ambos tipos de especiación (simpátrica y alopatrica) dentro de la perspectiva evolutiva de la especie.

- Dentro de este concepto, se entiende por especiación al “proceso por el cual nuevos sistemas genéticos de mecanismos de cohesión evolucionan dentro de una población”,¹² pudiendo considerarse este proceso análogo al proceso de asimilación genética de fenotipos individuales en una población.

Los conceptos de especie expuestos nos permiten tener una idea más precisa de lo que implica un individuo. Sin embargo, no todos los individuos que se conocen en la actualidad se ajustan a los conceptos de especie; en el caso concreto de los virus es arriesgado hablar de especies, ya que sus mecanismos de replicación presentan una elevada probabilidad de error que se traduce en una elevada tasa de mutación, así también como el tamaño y la naturaleza de los genomas virales los hacen más propensos a ser hipervariables⁵ y resulta muy ambiguo hablar de especie a un nivel donde la variabilidad intragrupo, e incluso intrageneración, es considerablemente elevada, por lo que eventualmente es más correcto hablar de quasiespecies,^{5,14} tanto desde la perspectiva de la genética de poblaciones, como de la evolución y la selección a este nivel en función de la tasa de mutación y a la aleatoriedad genética de los virus,¹⁴ permitiéndonos tener un panorama más amplio de lo que puede implicar el concepto de individuo.

LA EVOLUCIÓN Y EL INDIVIDUO

La evolución constituye el más importante concepto unificador de la biología,⁴ puesto que la teoría evolutiva explica cómo las poblaciones de organismos han cambiado en el tiempo hasta llegar a ser lo que son hoy en día, y cómo seguirán cambiando a futuro. La evolución orgánica se fundamenta en la evolución molecular, y ésta a su vez, en la evolución química.

Es posible hablar de evolución química desde que los átomos de hidrógeno se fusionaron a elevadas temperaturas para dar lugar en primera instancia al helio, y posteriormente al berilio, al carbono y al oxígeno, y a menor temperatura, a los demás elementos.¹⁵ La formación de los átomos derivó en la asociación de éstos en moléculas inorgánicas, y otras orgánicas de mayor peso molecular, con carácter polimérico, dando origen a proteínas, lípidos, carbohidratos y ácidos nucleicos. Posteriormente dichas macromoléculas se fueron asociando y formando estructuras más complejas como pequeñas membranas fosfolipídicas, a las que posteriormente se les asociarían proteínas y formarían unidades muy simples, denominadas coacervados, las que presentaban un metabolismo primitivo, y que según algunos autores,^{16,17,18,19}



© Anamaría Ashwell, *Erinia*, 2006.

serían el origen más probable de la vida. Las técnicas moleculares actuales han permitido mejorar el nivel de conocimiento que tenemos de los grupos de organismos vivos. Muchos años de estudio han permitido definir el árbol evolutivo con los tres dominios originados a partir del ancestro universal²⁰ y los análisis de subunidad de RNA ribosómico abren la posibilidad a descubrir nuevos filotipos (a nivel de reino, posiblemente) en los eucariotas,²¹ lo que podría cambiar sustancialmente la idea de individuo que tenemos hoy en día.

La evolución se relaciona con el individuo mediante la adaptación y la selección natural⁶ en los niveles en que ésta puede actuar (genes, organismos o especies²²). Desde la perspectiva de la evolución darwiniana,⁴ la unidad de selección por excelencia es el individuo; sin embargo, Gould y Lloyd²² cuestionan la generalización asumida por el darwinismo a nivel de los organismos, puesto que resulta complejo definir escalas darwinianas en el tiempo y el espacio en función de las adaptaciones de los organismos. Estos autores plantean que es más conveniente pensar en la selección natural en términos de eficacia biológica y no de unidad taxonómica, ya que a lo largo de la historia evolutiva se pueden presentar una serie de adaptaciones emergentes que no necesariamente llegan a fijarse en el material genético y ser heredables a las próximas generaciones,²² y las que tampoco son necesariamente fenómenos de adaptación propiamente dichos, sino que pueden manifestarse como exaptaciones (empleando estructuras preexistentes destinadas a otra función) para generar ciertos niveles de eficacia biológica emergente, como respuesta a efectos en cascada y la modificación/restricción de ciertas interacciones ecológicas, dependiendo en parte, de la influencia del ambiente.²²

Desde la perspectiva del individuo, la variación individual tiene repercusiones a niveles de organización más altos, siempre y cuando sean lo suficientemente importantes como para afectar a nivel de selección grupal. Michod y Nedelcu¹ y Michod *et al.*⁸ proponen que la cooperación y la mediación de conflictos (aplicada de los niveles de organización más altos hacia los más bajos) son procesos muy importantes en la evolución, y que no necesariamente se dan a nivel del individuo.^{1,8,23}

Contrariamente a lo que plantean Solomon *et al.*,⁴ Rinkevich²⁴ plantea que el utilizar al individuo como unidad de selección es ambiguo y controversial; para este autor existen tres visiones fundamentales diferentes bajo las cuales se puede concebir una unidad de selección: el holismo, el minimalismo y el funcionalismo. De la crítica a estas tres visiones, Rinkevich²⁴ define seis tipos de individuo, como unidades de selección, además del concepto clásico de unidad de selección a nivel del individuo (dicha clasificación se encuentra explicada *in extenso* en la referencia original) que cumple con los tres principios fundamentales definidos por Santelices.²

A manera de conclusión, diremos que definir un individuo desde la perspectiva biológica es una tarea compleja y delicada, puesto que son múltiples los puntos de vista planteados, y en cada una de ellos existen diferentes criterios de definición, sin embargo, sigue habiendo muchas excepciones a estos criterios, y no hay hasta ahora una definición de individuo que incluya a todos los seres vivos.

REFERENCIAS

- ¹ Michod RE y Nedelcu AM. (2003) On the reorganization of fitness during evolutionary transitions in individuality. *Integr. Comp. Biol.* 43: 64-73.
- ² Santelices B. (1999) How many kind of individuals are there? *Trends in Ecology & Evolution*. 14(4): 152-155.
- ³ Futuyma D. (1998) *Evolutionary biology*. 3ª edición, Sinauer Associates, Sunderland, p. 763.
- ⁴ Solomon EP Berg LR y Martin DW. (2001) *Biología*. 5ª edición, McGraw-Hill, México, p. 1237.
- ⁵ Cann A. (2005) *Principles of molecular virology*. 4ª edición, Academic Press, Londres, p. 352.
- ⁶ Klug W y Cummings M. (1999) *Conceptos de genética*. 5ª edición, Prentice Hall, Madrid, p. 814.
- ⁷ Madigan M Martinko J y Parker J. (1999) *Biología de los microorganismos*. 8ª edición, Prentice Hall, Madrid, p. 534.
- ⁸ Michod RE Nedelcu AM y Roze D. (2003) Cooperation and conflict in the evolution of individuality IV. Conflict mediation and evolvability in *Volvox carteri*. *BioSystems*. 69: 95-114.
- ⁹ Monro K y Poore AGB. (2004) Selection in modular organisms: is intracolonar variation in macroalgae evolutionarily important? *The American Naturalist*. 163(4): 564-578.
- ¹⁰ Santelices B. (2004) Mosaicism and chimerism as components of intraorganismal genetic heterogeneity. *J. Evol. Biol.* 17: 1187-1188.
- ¹¹ Palma RE y Spotorno AE. (1999) Molecular systematics of marsupials based on the rRNA 12S mitochondrial gene: the phylogeny of Didel-



© Anamaría Ashwell, de la serie *Imágenes*, 2007.

phimorphia and of the living fossil Microbiotheriid *Dromiciops gliroides* Thomas. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 13(3): 525-535.

¹²Templeton A. (1989) "The meaning of species and speciation: a genetic perspective", en D. Otte and J. Endler (eds.), *Speciation and its consequences*. Sinauer Press Sunderland.

¹³Smith RL y Smith TM. Madrid (2001) *Ecología*. 4ª edición, Addison Wesley, p. 639.

¹⁴Wilke CO. (2005) Quasispecies theory in the context of population genetics. *BMC Evolutionary Biology*. 5(44) [online <http://www.biomedcentral.com/1471-2148/5/44>].

¹⁵Fontúrbel F y Molina C. (2004) Origen del agua y el oxígeno molecular en la Tierra: efecto sobre la biodiversidad. *Elementos*. 11(53): 3-9.

¹⁶Folsome E. Barcelona (1989) *El origen de la vida*. Reverté, pp. 35-36.

¹⁷Haldane JBS. Ney Jersey (1990) *The causes of evolution*. Princeton Science Library, pp.86-87.

¹⁸Oparin AI. Madrid (1970) *El origen de la vida*. Ed. Tecnos, pp. 299-312.

¹⁹Lazcano-Araujo A. México (1989) *El origen de la vida. Evolución química evolución biológica*. Ed. Trillas, pp. 29-31, 39-41, 69-73.

²⁰Woese C Kandler O y Wheelis ML. (1990) Towards a natural system of or-

ganisms: proposal for the domains Archea, Bacteria and Eucarya. *PNAS*. 87: 4576-4579.

²¹Berney C Fahrni J y Pawlowski J. (2004) How many novel eukaryotic 'kingdoms'? Pitfalls and limitations of environmental DNA surveys. *BMC Biology*. 2(13) [online <http://www.biomedcentral.com/1741-7007/2/13>].

²²Gould SJ y Lloyd E. (1999) Individuality and adaptation across levels of selection: How shall we name and generalize the unit of Darwinism? *PNAS*. 96(21): 11904-11909.

²³Jordan IK Wolf YI y Koonin EV. (2004) Duplicated genes evolve slower than singletons despite the initial rate increase. *BMC Evolutionary Biology*. 4(22) [online <http://www.biomedcentral.com/1471-2148/4/22>].

²⁴Rinkevich B. (2000) A critical approach to the definition of Darwinian units of selection. *Biol. Bull.* 199: 231-240.

Francisco E. Fontúrbel
Laboratorio de Vida Silvestre,
Universidad de Los Lagos, Chile.
email: fonturbel@gmail.com

Carla V. Barriga
Carrera de Medicina Veterinaria y Zootecnia,
Universidad Loyola, La Paz, Bolivia.
email: carlabarriga@yahoo.com