



Benemérita Universidad Autónoma de Puebla

ESCUELA DE BIOLOGÍA

*Biología de causas próximas y biología de causas
últimas: un análisis histórico y filosófico de la
distinción*

TESIS

Que para obtener el título de:

LICENCIADO EN BIOLOGÍA

Presenta:

César Javier Sánchez Juárez

Directora de tesis:

Dra. Vivette García Deister



Enero 2015

"Hacer ciencia, le guste a uno o no, es convertirse en un actor social comprometido en la actividad política. El negar la interdependencia de lo científico y lo social es, en sí mismo, un acto político, dando apoyo a estructuras sociales que se esconden detrás de la objetividad científica para perpetuar la dependencia, explotación, racismo, elitismo, colonialismo"

The Dialectical Biologist

Richard Lewontin & Richard Levins

A mis padres Margarita y Javier

A mis hermanos Fidel, Mildred y Ángel

Agradecimientos

Antes que nada deseo agradecer primeramente a mis padres Margarita y Javier, que desde que tengo memoria –y seguramente antes de ello– siempre me han apoyado y soportado. Ellos junto con mis hermanos Fidel, Mildred y Ángel saben que son la pieza fundamental del mi motor de vida, y aunque cada quien anda “papaloteando” por su lado, de antemano sabemos que siempre procuraremos permanecer juntos para alentarnos y regañarnos –a veces más lo segundo que lo primero– en esto corto, difícil y maravilloso que es vivir. Les pido por favor, no se me mueran nunca.

Por supuesto que agradezco a mi directora de tesis, la Dra. Vivette García Deister por haberme aceptado como su alumno. Sin duda Vivette dedicó más horas de las que un tutor puede dedicar a un trabajo de licenciatura. Realmente valoro su paciencia y amabilidad por atender cada visita que realicé al laboratorio de Estudios de la Ciencia y la Tecnología. Gracias a ella puedo decir que tuve una gran experiencia con esta labor de investigación que tuvo recurrentes dificultades al momento de analizar y redactar adecuadamente (gracias a mi directora de tesis es que este escrito no sea un torbellino de oraciones incompletas y monstruosidades de escritura).

Agradezco a los integrantes del laboratorio de Estudios de la Ciencia y la Tecnología de la Facultad de Ciencias de la UNAM por haberme brindado un espacio en el cual conocí y compartí ideas respecto a los boyantes –pero desdeñados en la BUAP– campos de la historia y filosofía de la ciencia. En especial a Adreissa y a la Dra. Edna Suárez que además de impartirme clases, también me recomendaron algunas lecturas para la realización de esta tesis.

También agradezco a la M. en C. Ma. Alicia Villela, por su apoyo académico en la orientación de información historiográfica que permitió la finalización del trabajo.

Al biólogo Amadeo Estrada Nieto, quien nos ayudó a identificar el ave utilizada por Mayr en su distinción: un individuo de la familia *Parulidae*; al Dr. Carlos Alberto Ochoa Olmos, que me facilitó su material bibliográfico; al Dr. Gustavo Andrés Caponi que siempre tuvo la amabilidad de contestar mis dudas; y al Dr. Jan Baedke que me proporcionó su tesis doctoral para clarificar algunas cuestiones.

Gracias a mis amigos Atziri, Xóchitl y Miguel que alentaron y apoyaron mis deseos de querer realizar una tesis en los campos de la historia y filosofía de la biología (ellos saben que es de broma cuando digo que arruinaron mi vida académica por mostrarme tan agradables áreas de estudio). Agradezco infinitamente a Xóchitl y Armando por haberme dado posada durante la última parte de mi tesis y también a Atziri y Miguel que en ocasiones me alivianaron dándome cobijo en su casa. Pero sobre todo agradezco a los tres por la confianza y compañía que me han brindado desde hace ya algunos años.

Asimismo, agradezco a los compañeros de la Honorable Casa Nacional del Estudiante que me ofrecieron las facilidades necesarias para la estancia que hice en la UNAM durante el período *otoño 2013*, por lo que resalto, la HCNE es un ejemplo de cómo los proyectos populares realmente benefician a los estudiantes.

Mi periodo como universitario estuvo frecuentado por excelentes compañeros y amigos a quienes doy un agradecimiento muy especial. Pues ellos, fueron parte importante de mi vida:

A los locos que quieren cambiar al mundo como mis amigos y camaradas de la Liga Estudiantil Democrática –que literalmente son los individuos más valientes y honestos que he conocido–, al Colectivo Universitario por la Educación Popular, al Frente Estudiantil por una Educación para Todos, a los compañeros de la Casa del Estudiante Emiliano Zapata y al movimiento poblano de #YoSoy132. Con todos ellos compartí muchas y valiosas experiencias. Gracias especialmente a: Iván, Victoria, Ivón, Memo, Oaxaco, Carroñas, Carlos, Yuridia, Nelly, Morza, Mariana, Nancy, Diego, Juan Ruiz, Omar, Miguel Roque, Marisol, Yarok, Juan Carlos, Eduardo Flores, Sharyff, Malu y tantos más que he logrado conocer a lo largo de la travesía que es la transformación social.

A mis amigos de la universidad que siempre me acompañaron, escucharon e indujeron a las recurrentes fiestas que pasamos juntos, mis compadres y comadres: Chucho, Dulce, Julio, Toño, Erika, Helder, Sarahí, Paco, Laura Cacelin, Cuauhtémoc, Josué, Israel, Raúl, Fernanda, Ana Lilia, Chanel, Fabiola, Guajira, Marco, Martha, Zenia, Angeles, Hugo Cubillas y de verdad muchos más con los que pase un rato agradable, ya sea académico o de otra índole.

A las familias Sánchez López y Juárez Dolores, que siempre estuvieron atentos y apoyando de diferentes maneras a mi familia cuando pasó por tiempos difíciles, y quienes siempre me preguntaban ¿para cuándo terminas la tesis?

A mis profesores de la universidad que formaron y apoyaron de distintas maneras mi papel como estudiante universitario.

A las secretarías de la Escuela de Biología que siempre atendieron mis trámites de manera amable y oportuna.

A mis revisoras de tesis que leyeron e hicieron observaciones a este trabajo de investigación.

Agradezco y recuerdo a quienes a lo largo de este periodo de licenciatura ya no se encuentran en este mundo: a Fermín, desaparecido y asesinado político –a quién conocí muy poco–, ya que sin duda sus enseñanzas influyeron sobre varios de los amigos que más quiero; al profesor Arturo que a sus 60 y tantos no pudo ganarle al cáncer, pero que fue un claro ejemplo de lucha que como bien de expresaba Salvador Allende ¡hay viejos jóvenes!, él era uno de ellos; y a mi amigo Piris, que hasta el último día que estuvo aquí, demostró lo más fundamental que debiese tener la condición humana, la fraternidad hacia los demás.

Finalmente agradezco al programa de Becas-Tesis 2014, pues esta investigación fue realizada con apoyo del Consejo de Ciencia y Tecnología del Estado de Puebla.

Objetivos

Objetivo General

- ✚ Analizar de manera histórica y filosófica la distinción entre biología de causas próximas y biología de causas últimas que propuso Ernst Walter Mayr (1961) en su artículo *Cause and Effect in Biology*.

Objetivos particulares

- ✚ Trazar los enfoques de estudio que durante la primera mitad del siglo XX trataron de explicar las causas de la migración aviar, para así, ubicar cómo Ernst Mayr utilizó la migración de las aves como ejemplo para fundamentar su propuesta entre causas próximas y causas últimas.
- ✚ Describir el contexto histórico de la biología en Estados Unidos en la primera mitad del siglo XX con el fin de identificar lo que orilló a Ernst Mayr proponer su distinción causal.
- ✚ Exponer las críticas que actualmente enfrenta la distinción entre causas próximas y últimas, y explicar la naturaleza del debate contemporáneo en torno a la noción de causalidad que la distinción plantea.
- ✚ Realizar un diagnóstico acerca del estado de la distinción entre causas próximas y últimas en la biología contemporánea.

Índice

Introducción	1
---------------------------	----------

Capítulo 1

El fenómeno de la migración aviar como agente conformador de la distinción entre biología de causas próximas y biología de causas últimas

1.1	Breve panorama de la biología en el siglo XX	4
1.2	El primer congreso de la Unión de Ornitólogos Americanos: unificación de una agenda de investigación para la migración aviar	5
1.3	La actividad fisiológica como agente causal de la migración aviar	6
1.4	Causas históricas y ecológicas; otra manera de explicar la causalidad en la migración aviar	12
1.5	Distinción entre causas próximas y causas últimas	16
1.5.1	John Baker como antecedente de la distinción	16
1.5.2	La propuesta teórica de Ernst Mayr	18
1.6	Conclusión	20

Capítulo 2

Ernst Walter Mayr, la síntesis moderna y causalidad en biología

2.1	Breve reseña de Ernst Walter Mayr	24
2.2	La Síntesis moderna de la teoría de la evolución	26
2.2.1	Periodización histórica de la Síntesis moderna de la teoría de la evolución	29
2.2.2	El papel de Ernst Mayr como arquitecto de la Síntesis moderna	31
2.3	Una perspectiva fisicalista de la biología durante la primera mitad del siglo XX.....	34
2.4	La expansión de las prácticas experimentales en la biología: el rezago de las disciplinas naturalistas	36
2.5	<i>Cause and Effect in Biology</i> : una defensa autonomista y anti-reduccionista de la biología	39
2.6	Conclusión	44

Capítulo 3

De críticas, precisiones y reemplazos a la distinción entre biología de causas próximas y biología de causas últimas

3.1	La distinción entre causas próximas y causas últimas de 1961: un breve recordatorio	45
3.2	Críticas a la distinción entre causas próximas y causas últimas.....	46
3.2.1	¿Existen dos tipos de causas en biología?: La crítica de la (no) correspondencia ontológica entre causas y procesos biológicos	47
3.2.2	La migración aviar: un caso excepcional de causalidad en biología	53
3.3	Discusiones en torno a la distinción próximo/último	55
3.3.1	Causalidad última: un término con diferentes interpretaciones	55
3.3.2	Distinción próximo/último: la falsa dicotomía	58
3.4	Causalidad multinivel como marco teórico causal alternativo	60
3.4.1	Desarrollo y evolución	62
3.4.2	Construcción de nicho	62
3.4.3	El rol positivo de la selección natural	64
3.5	Causas próximas y últimas como una herramienta epistemológica	66
3.5.1	Precisión de la causalidad última	66
3.6	Conclusión	70

Conclusiones

4.1	Biología de causas próximas y biología de causas últimas: un reflejo de varias circunstancias en la biología del siglo XX	71
4.2	El estado actual de la discusión en torno a la distinción próximo/último: nuevos horizontes de la biología contemporánea	73

Referencias bibliográficas.....	76
--	-----------

Introducción

“Debido a que las grandes controversias del pasado frecuentemente llegan a la ciencia moderna, muchas discusiones actuales no pueden ser entendidas completamente a menos que uno entienda su historia” (Mayr, p. 1, 1982). Ernst Walter Mayr hizo esta afirmación en 1982, veintiún años después de haber postulado una distinción que se consideró fundamental para la biología, pero que hoy, tras cincuenta y tres años de haberla propuesto, se ha vuelto el foco de una nueva controversia en la filosofía de la biología. Es decir, el trabajo del mismo Mayr se ha vuelto objeto del análisis histórico que él recomendaba.

Entre las tantas aportaciones que hizo Mayr a la biología del siglo XX, en su célebre artículo de 1961 titulado *Cause and Effect in Biology* (Causa y Efecto en Biología) y publicado en la revista *Science*, Mayr postuló que todos los fenómenos biológicos requieren ser explicados a partir de dos tipos de causas: *causas próximas* y *causas últimas*. Bajo este supuesto, Mayr sugirió que la biología se estructura en dos grandes campos: *la biología funcional* y *la biología evolutiva*, donde la primera se encarga de investigar las causas próximas y la segunda se ocupa de indagar las causas últimas.

De acuerdo a Mayr, el objetivo de la biología funcional es averiguar el funcionamiento de los elementos estructurales de un organismo, por lo que ésta siempre tiene en cuenta la pregunta fundamental “¿cómo?” (¿Cómo funciona algo?, ¿Cómo se dirige su funcionamiento?). Por otra parte, Mayr arguye que la biología evolutiva se relaciona con la historia del organismo, es decir, con sus causas últimas, por lo que en este campo, los investigadores se hacen la interrogante básica “¿por qué?” (¿Por qué un organismo tiene determinado código genético en lugar de otro?).

La distinción entre biología de causas próximas y biología de causas últimas es una propuesta teórica que desde su publicación hace cincuenta y tres años, ha influido en la manera como los biólogos contemporáneos se aproximan a sus fenómenos de estudio y la manera como los filósofos de la biología entienden la causalidad biológica. Actualmente en la filosofía de la

biología, esta dicotomía es el objeto de mucha atención y las críticas que se le hacen ha revigorizado el debate en torno a la causalidad biológica (West-Eberhard, 2003; Amundson, 2005; Laland et al., 2011; Martínez, 2013; Calcott, 2013; Martínez y Esposito, 2014).

Así, este trabajo de investigación pretende ser un puente explicativo –histórico y filosófico- entre estas dos situaciones: la importancia histórica de la distinción propuesta por Mayr, así como la descripción y el diagnóstico de su posición actual en el centro de los debates filosóficos.

En este trabajo analizaremos una de las aportaciones que hiciera el prominente investigador y arquitecto de la síntesis moderna de la teoría de la evolución a la biología. Se mostrarán los sucesos históricos que condujeron a Mayr a proponer la distinción entre una biología de causas próximas y una biología de causas últimas, para luego adentrarnos en las críticas que se realizan hacia la distinción y así, poder explorar el estado en el que esta propuesta teórica se encuentra dentro de la biología actual.

Ya que el principal objetivo de este trabajo consiste en realizar una revisión histórica y filosófica de la distinción próximo/último que Mayr propuso en 1961, nos disponemos a organizar el capitulo de la siguiente manera:

El primer capítulo pretende mostrar al lector cómo las tensiones explicativas que existieron durante la primera mitad del siglo XX alrededor del fenómeno biológico de la migración aviar permitieron a Mayr visualizar la existencia de dos tipos de causas que tienen que complementarse para ofrecer una explicación adecuada del fenómeno biológico en cuestión. Para esto nos ocupamos de trazar las discusiones que investigadores pertenecientes a los enfoques experimentalista y naturalista sostuvieron para esclarecer las causas que orillaban a las aves a emprender su recorrido migratorio.

En el segundo capítulo se expone el contexto histórico en el que Mayr se encontraba al momento de proponer la distinción entre causas próximas y causas últimas. Aquí veremos quién fue Ernst Mayr, situaremos su labor como arquitecto de la síntesis moderna de la teoría de la evolución, y describiremos el ambiente académico en el que desarrolló su labor investigativa, para así, precisar las causas que motivaron a Mayr a publicar

su propuesta, pero sobre todo para comprender por qué diseñó su propuesta causal en modo dicotómico.

En el tercer capítulo se abordan las críticas que actualmente se hacen a la distinción próximo/último. Veremos que hoy en día, diversos autores sitúan a la propuesta *mayriana* en el centro de álgidos debates, donde es criticada por tergiversar la naturaleza de la causalidad biológica. Asimismo, caracterizaremos algunas nuevas propuestas causales que nos ayudarán a comprender por qué la distinción es acusada de no ser un marco teórico adecuado para modelar las explicaciones que los estudios más recientes en la biología exigen. Por último, nos permitiremos mostrar un argumento a favor de la distinción próximo/último como herramienta epistemológica; esto con el fin de contrastar puntos de vista entre críticas y argumentos a favor de la distinción.

Por último en las conclusiones de este trabajo de investigación, se ofrece un diagnóstico del estado actual de la discusión en torno a la dicotomía *mayriana*, frente a los nuevos horizontes teóricos que en la biología contemporánea se manifiestan.

Capítulo 1

El fenómeno de la migración aviar como agente conformador de la distinción entre biología de causas próximas y biología de causas últimas

1.1 Breve panorama de la biología en el siglo XX

Los historiadores de la biología del siglo XX han centrado su atención en recrear y explicar las posturas de los eventos científicos que se dieron a principios de dicho siglo (Churchill, 1981). Como nos relata Jane Maienschein (1981), las prácticas investigativas que se dan en la biología a finales del siglo XIX y principios del siglo XX muestran una gran diversidad de formas de trabajo que se dan en las disciplinas biológicas, mismas que de acuerdo a la autora, tienen un trasfondo fundamental hacia la “modernidad”, hacia lo “analítico” y lo “experimental” (Maienschein, 1981, p. 83).

El historiador Garland Allen (1975) argumenta que desde finales del siglo XIX y hasta mediados del siglo XX, existió la idea de que todos los fenómenos biológicos debían encontrar sus explicaciones por medio de la experimentación, es decir, los análisis físicos y químicos serían en biología una exigencia científica que pretendía ir más allá de la descripción y la observación (Allen, 1975). Allen (1975) percibe un cambio de la historia natural del siglo XIX caracterizada por ser descriptiva, especulativa y poco experimental, a una biología que en el siglo XX se tornó analítica, experimental y rigurosa.

Desde esta visión Mayr (1988) narra que existió la aplicabilidad de los métodos físicos y químicos en algunas disciplinas de la biología, como la fisiología y otras ramas funcionales, haciendo que el método experimental se volviera en el único método respetable para hacer ciencia, relegando a las sombras a actividades como la observación y la comparación que fueron categorizadas como menos científicas. Sin embargo, como lo comenta Maienschein (1981), la gran variedad de enfoques dentro de las disciplinas biológicas creó una multiplicidad de explicaciones en torno a distintos fenómenos que se dan en los seres vivos. Al momento de reconstruir la historia de la biología, debemos tomar en cuenta que en distintas disciplinas de la biología, lejos de existir una polarización clara entre enfoques experimentalistas

y naturalistas (como sugiere Allen en 1975), sería más oportuno señalar que hubo tensiones entre las explicaciones con tendencias naturalistas y experimentalistas, es decir, reconocer una relación más compleja dentro de la heterogeneidad de perspectivas explicativas. A continuación, la revisión de algunos trabajos sobre la migración aviar servirán para mostrar el panorama científico antes mencionado.

En la primera parte de este capítulo, situaremos los estudios que utilizan como base la fisiología de las aves para develar las causas de su migración. En la segunda sección se mostrarán estudios en los que se utiliza un enfoque ecológico y/o histórico para ampliar la explicación fisiológica causal de la migración aviar.

Por último en el tercer apartado de este capítulo I, se expondrá la conformación de la propuesta teórica de causas próximas y causas últimas, que el ornitólogo alemán Ernst Mayr sugirió en 1961 a través de la migración aviar, enunciando la necesaria complementación de los estudios experimentales con los estudios ecológicos e históricos. Esto concuerda con lo que argumenta Maienschein (1981), quien recalca que Mayr no afirma una oposición entre el enfoque naturalista y el experimental, sino todo lo contrario. Mayr defiende la tesis de que las dos inclinaciones investigativas son compatibles e igual de valiosas para explicar adecuadamente los fenómenos biológicos, tal como se demuestra a través del fenómeno de la migración aviar.

1.2 El primer congreso de la Unión de Ornitólogos Americanos: unificación de una agenda de investigación para la migración aviar

El estudio de la ornitología y en específico de la migración aviar se consolidó gracias a la unificación y delineación de las agendas de investigación que construyeron profesionales de la investigación y amateurs. En el continente americano podemos encontrar el primer esfuerzo organizado en el campo de la ornitología en Estados Unidos: el primer congreso de la *Unión de Ornitólogos Americanos*¹ que se realizó el 26 de septiembre de 1883 en la ciudad de Nueva

¹La *American Ornithologists Union* (AOU) (Unión de Ornitólogos Americanos), fue fundada en septiembre de 1883 por los ornitólogos Joel Asaph Allen, Elliott Coues, y William Brewster.

York, en el que fue nombrado un comité de investigación sobre la migración de las aves en Estados Unidos (Merriam, 1884). Este comité tuvo como objetivo la determinación de los factores causales del fenómeno migratorio. Para ello, tomaron en cuenta factores como “la dirección y fuerza del viento; la dirección y duración de las tormentas; las condiciones generales de la atmósfera incluyendo precipitaciones; el registro de la sucesión de las ondas cálidas y frías; el registro de los cambios bruscos de temperatura y las fechas en que el hielo desaparecía de los ríos y lagos durante la primavera” (Merriam, 1884, p. 75). Asimismo se buscó la determinación de los factores bióticos como la floración de diversas plantas, las fechas de la caída de las hojas tanto de árboles como de arbustos, las fechas en que algunos mamíferos y reptiles emergen de su estado de hibernación y la aparición de insectos (ibíd., 75).

No obstante, para llevar a cabo el estudio del fenómeno de migración aviar, podemos dilucidar básicamente dos tipos de enfoques a través de los cuales los investigadores centran sus planteamientos –como se anticipó anteriormente–, en el primero la fisiología interna del ave servirá como guía para ofrecer explicaciones causales de la migración. Mientras que en la segunda perspectiva, los investigadores contemplarán agentes bióticos y abióticos externos al organismo, pero que identifican como los factores causales de la migración en las aves.

1.3 La actividad fisiológica como agente causal de la migración aviar

En 1908 Joel Asaph Allen realizó una revisión en la que el ornitólogo Eugene Walter, planteó la interrogante: “¿por qué migran las aves?” (Allen, 1908, p. 329). Allen indica que Walter sugiere la existencia de una relación estrecha entre el impulso migratorio de las aves y su función reproductiva. Walter capturó aves marinas días previos a su migración, las cuales fueron diseccionadas con la finalidad de observar sus órganos sexuales. En ellas, Walter pudo observar la ampliación de sus órganos sexuales, por lo que dedujo que el cambio fisiológico en dichos órganos advierte a las aves que se vaticina la época de reproducción, lo que a su vez las impulsa a realizar su recorrido migratorio.

Con base en estas observaciones, Walter describió la migración en dos movimientos: 1) cuando se migra de norte a sur para la crianza, y 2) el regreso de sur a norte. Con esta caracterización de la migración en dos movimientos, Walter justifica que no es necesario buscar dos causas separadas que la expliquen. Walter concluyó que aunque es probable que condiciones externas como la temperatura o la falta de alimento rijan la periodicidad del movimiento migratorio, no son la causa que *origina* la migración en las aves (ibíd.).

En 1913, el doctorante en medicina John C. Phillips reconoce que el estudio de la migración aviar puede abarcar varias disciplinas de la ciencia, como la zoogeografía, la geología, la meteorología, la evolución y la psicología comparada. Pero señala que los estudios con un enfoque fisiológico pueden mostrar los mecanismos a través de los cuales las aves migran de una localidad a otra con gran exactitud. Phillips critica explicaciones como las del ornitólogo canadiense Percy A. Taverner, quien en 1914 expresa que el recurso alimenticio es la presión natural causal de la migración en las aves. Phillips arguye que la hipótesis de Taverner no puede explicar los tiempos exactos en que un ave emprende la migración. Aunque Phillips señala que el impulso migratorio de las aves no se puede explicar totalmente sobre una base fisiológica, sí concuerda en que debemos “reconocer el poder dominante de las hormonas sexuales² en la migración aviar” (Phillips, 1913, p. 202).

Años más tarde, en 1926 el ornitólogo W. H. Bergtold destaca la importante participación de las hormonas³ en el fenómeno de migración aviar. Para ello, el autor señala la existencia de ciertas hormonas que se incrementan antes de que las aves inicien su migración, trayendo como consecuencia que las gónadas de estos organismos sufran hipertrofia. Bergtold explica que en los machos, la hipertrofia, además de estar asociada con la producción de espermatozoides, acelera las secreciones internas que influyen en las actividades de las aves, entre ellas, las actividades de migración. Bergtold no duda que: “1) hay una hipertrofia en las gónadas de las aves, 2) el aumento en el tamaño gonadal implica una mayor segregación de hormonas en los tejidos

²John C. Phillips propone que sería interesante someter aves castradas a condiciones experimentales para reafirmar la importante influencia que tienen los órganos sexuales sobre el impulso de las aves migratorias.

³Bergtold señala que el hábito de la migración en las aves surgió con seguridad a partir de un presente factor causal, es decir, a partir de la actividad glandular.

corporales del organismo, y 3) las hormonas segregadas inician actividades de cualquier tipo, probablemente incluyendo el comportamiento de migración” (Bergtold, 1926, p.118). Bergtold apoya esto último con la tesis de que la migración de primavera coincide con el aumento de las secreciones internas que amplían progresivamente las gónadas, y el descubrimiento de mayor actividad espermática de las especies migratorias, en comparación con las aves que no lo son (ibíd.)

Según Bergtold, “pensar que la actividad glandular tiene una relación causal más o menos directa sobre la migración aviar, no es un pensamiento nuevo” (Bergtold, 1926, p. 118), por lo que podemos decir que Bergtold está de acuerdo con otros investigadores que promueven los estudios con base a una perspectiva fisiológica.

En 1927, el ornitólogo canadiense William Rowan publicó en la revista *Science* una nota llamada *Migration Due to Glands* (Migración debido a las glándulas), en la cual expresa que la migración puede depender de la producción de secreciones internas de una hormona producida en los órganos reproductivos. Para demostrarlo, Rowan capturó cerca de 200 juncos [Figura 1] en el Sur de Canadá, mismos que posteriormente dividió en dos grupos experimentales. En el primer grupo, Rowan incrementó la longitud del día con ayuda de luz artificial (tratando de simular la duración de luz que se da en los días de primavera), mientras que en el segundo grupo, las aves fueron expuestas a la duración normal de la luz del día. Después de unos días, Rowan diseccionó algunos individuos del primer grupo y observó que sus órganos presentaban el mismo tamaño que regularmente presentan las aves en primavera. Cuando diseccionó individuos del segundo grupo, se percató de que sus órganos se encontraban en reposo (Rowan, 1927, p. 216), tal como es característico de las aves en invierno. Por último, Rowan liberó a las aves del segundo grupo experimental, las cuales según el autor, mostraron un comportamiento curioso, ya que no presentaban deseos de seguir con su recorrido migratorio.



Fig. 1.- Junco (*Junco hyemalis*)

El mismo año de 1927, el ornitólogo y paleontólogo estadounidense Alexander Wetmore publicó en *Science* una carta bajo el título *Mystery of Bird Migration* (El misterio de la migración aviar). En ella, el autor considera que la migración es un fenómeno tan complejo que sería erróneo atribuirlo a una sola causa, o a un solo factor. Wetmore propone que la migración ha surgido de los movimientos inducidos por los cambios estacionales y climáticos, hasta convertirse en un instinto hereditario, el cual ahora está accionado por una causa fisiológica.

Sin embargo, años más tarde el mismo Wetmore (1932), enfatiza que el factor que inicia las migraciones está relacionado con ciertos cambios fisiológicos que se llevan a cabo en las aves. Estos cambios fisiológicos de las aves se sincronizan con las estaciones en las que hay una señalización para comenzar dicho comportamiento, ya sea hacia el norte, o hacia el sur. Wetmore agrega que dichos cambios fisiológicos deben interpretarse como “despertadores”, aunque hay que tomar en cuenta la existencia de factores subyacentes que afectan a determinadas especies, y los factores que influyen sobre otras. El trabajo de Wetmore, aunque reconoce a la migración como un fenómeno complejo, se suma al esfuerzo de analizar las causas fisiológicas que impulsan a las aves a emprender la migración en cada estación.

Para G. Eifrig (1924) –ornitólogo también– la migración es una respuesta fisiológica ante el acortamiento de la luz del día. Este autor realizó observaciones en las que se percató que aves como los juncos (anteriormente

mencionados) y gorriones molineros [Figura 2] migraron hacia el sur justo cuando en el norte todavía existían condiciones favorables, como alimento suficiente y una temperatura adecuada para su supervivencia. Se preguntó “¿qué es lo que hizo que estas aves migraran cuando las condiciones eran más favorables en el norte?” (Eifrig, 1924, p. 441) y “¿Por qué las aves estaban tan presurosas por abandonar su hogar del norte en julio?” (Eifrig, 1924, p. 441). Aunado a ello, en la mayoría de los casos las aves jóvenes no pueden emprender el viaje porque aún son débiles. Eifrig rechazó adjudicar este evento de migración a la falta de alimento, ya que dicho recurso aún era suficiente, negando además que estuviesen huyendo de la llegada del invierno, puesto que la temperatura tampoco disminuyó. “¿Podría entonces ser que la brevedad de la luz del día en el norte no les otorga el tiempo suficiente para satisfacer su voraz apetito?” (Eifrig, 1924, p. 442), se cuestionó Eifrig. Concluyó que las aves migran hacia el sur cuando esta región tiene días más largos que el norte. Por otro lado, algunas aves llegan al norte en la segunda quincena de febrero, cuando todavía la primavera tiene poco que ofrecer en recursos alimenticios, pero en este período los días ya comienzan a ser largos.

Para este autor, la causa principal del fenómeno de migración en las aves es la respuesta fisiológica que internamente se lleva a cabo en el organismo, la cual es una reacción ante la disminución o prolongación de la luz del día. La respuesta fisiológica se antepone al comportamiento, por ejemplo de la crianza en la etapa de anidación, y al crecimiento de las jóvenes aves (ibíd.).



Fig. 2.- Gorrión molinero (*Passer montanus*)

De los autores revisados hasta ahora podemos inferir la existencia de ornitólogos que durante la primera mitad del siglo XX se interesaron por los procesos fisiológicos como causas de la migración en las aves. Más específicamente, hallamos una insistencia en encontrar la estrecha relación que existe entre la migración aviar y la actividad fisiológica de los órganos reproductivos de las aves.

Durante estos años la discusión giraba en torno a este tipo de explicaciones, tal como se aprecia en la crítica que en 1939 el ornitólogo Harry W. Hann hace al trabajo de William Rowan denominado *Migration Due to Glands*⁴ (Migración debido a las glándulas). En su crítica a la idea de que la migración responde a la secreción de una hormona producida en los órganos reproductivos, Hann recurre a la investigación del ornitólogo alemán Paul Putzig (1937), quien extrajo los testículos de “veinte gorriones de garganta blanca [Figura 3] entre abril y mayo durante la migración en primavera, y los de nueve aves de la misma especie, entre los meses de octubre y noviembre durante la migración de otoño” (Hann, 1939, p. 122). Las aves, luego de ser intervenidas, fueron puestas en libertad cerca del lugar de su captura. Los resultados fueron inmediatos: las aves permanecieron alrededor del sitio de su liberación; no migraron. No obstante, dieciocho de los veintinueve gorriones de garganta blanca, después de que sanaran sus incisiones, continuaron su recorrido migratorio.

Hann concluye que la presencia de órganos reproductores no es necesaria para la migración de las aves, pero no descarta la participación de un proceso fisiológico, pues concluye que “aparentemente el incentivo de la migración está bajo el control de la pituitaria, aunque esta glándula no influya directamente en las gónadas” (Hann, 1939, p. 123).

⁴En este trabajo, Rowan señala que la migración puede depender de la producción de secreciones internas de una hormona producida en los órganos reproductivos.



Fig. 3.- Gorrión garganta blanca (*Zonotrichia albicollis*)

Hasta aquí, se ha mostrado un panorama general donde la prolífica investigación de las bases fisiológicas se enfocó en explicar el fenómeno de la migración aviar. No obstante, este enfoque no fue el único camino a través del cual otros investigadores se propusieron entender y explicar los factores causales del movimiento migratorio que emprenden las aves. A continuación se mostrará una serie de hipótesis que incluyen factores evolutivos y ecológicos, mismos que intentarán complementar el marco explicativo que propone la fisiología experimental.

1.4 Causas históricas y ecológicas; otra manera de explicar la causalidad en la migración aviar

En 1904, Percy A. Taverner discute la idea que el zoólogo K. Brooks plantea en sus *Fundamentos de Zoología* (1898). Brooks propone que la migración de sur a norte surge del deseo de encontrar sitios seguros para la anidación, lejos de reptiles y mamíferos arbóreos, lo cual presupone que en las estaciones de anidación del norte del continente americano las aves están a salvo de los predadores tropicales del sur. En respuesta, Taverner señala que en el norte también hay muchos mamíferos arbóreos depredadores, razón por la cual descarta la hipótesis de Brooks.

Taverner también discute la hipótesis de Chas Dixon (*Lost and Vanishing Birds*, de 1898), quien se refiere a la migración como el movimiento originado en una especie de ave a partir de un deseo natural a dispersarse durante la época de la crianza, independientemente de las circunstancias adversas dadas por la escasez de alimento o las fluctuantes temperaturas. Un ave se ve

obligada a cambiar su rango de dispersión para buscar privacidad o seguridad durante la época de crianza.

El razonamiento de Taverner se basa en lo siguiente: si la migración se originara por la necesidad de privacidad durante la crianza, aves como garzas y golondrinas no se conglomerarían en grandes comunidades para su reproducción. Asimismo, suponiendo que todos los sitios seguros de anidación ya están ocupados por otras especies, los migrantes verían perjudicada su búsqueda de seguridad para la anidación. Para Taverner, la causa más adecuada para explicar un movimiento tan grande como el de la migración es la disponibilidad de recursos alimenticios. El autor plantea que las aves migran a zonas contiguas donde las condiciones son más favorables para la manutención de su población. Para Taverner, la causa principal del movimiento migratorio aviar tiene que relacionarse necesariamente con una causa ecológica, como el recurso alimenticio.

Desde la primera década del siglo XX surgieron intentos por distinguir entre dos tipos de explicaciones para el estudio del fenómeno de migración aviar. Muestra de ello es el trabajo del fisiólogo inglés Edward Albert Shäfer (1907), en el cual distingue entre las “causas determinantes inmediatas” y las “causas últimas” (Shäfer, 1907, p. 161) que orillan a las aves a migrar. Shäfer argumentó que la falta de recursos alimenticios probablemente es la causa última que orilla a las aves del norte a migrar hacia el sur con la caída de la primavera. El autor señala también que esta cuestión ecológica no es la causa inmediata, ya que, por ejemplo, la migración otoñal que realizan algunas aves hacia el sur, con mucha frecuencia comienza cuando algunas causas últimas (causas ecológicas) como la temperatura y el alimento siguen siendo relativamente favorables para las aves. Shäfer propone que debe existir algún otro factor (una causa determinante), no necesariamente ecológico, el cual pueda estimular la migración aviar en la temporada de otoño. Aun cuando propone la existencia de algún factor “determinante”, Shäfer insiste en que la causa última es una razón importante para explicar la migración; sugiere que la privación de alimentos puede explicar por qué las aves migratorias que no hicieron su recorrido no sobreviven, trayendo como consecuencia que no reproduzcan su especie sedentaria.

Más adelante, Landsborough Thomson (1924) discute la publicación de G. Eifrig (1924): *Is Photoperiodism a Factor in the Migration of Birds?* (¿Es el fotoperiodo un factor en la migración de las aves?). Thomson argumenta en contra de la idea de “la causa de la migración como una simple unidad” (Thomson, 1924, p. 639), señalando que el fenómeno de migración parece tener un *doble* aspecto. Para Thomson, “la causa última de la migración probablemente va a estar contenida en la existencia de la costumbre innata y en la naturaleza de las fuerzas que en el lejano pasado les dieron origen” (Thomson, 1924, p. 639), pero son los “estímulos inmediatos, periódicamente recurrentes, los que evocan el hábito a la expresión activa cada otoño y cada primavera” (Thomson, 1924, p. 639). Para ilustrar esta idea, Thomson utiliza el ejemplo de una carga explosiva en un cartucho; “la causa última es la mano que embala la carga y el estímulo inmediato es el dedo que aprieta el gatillo y así libera la fuerza contenida” (Thomson, 1924, p. 640). El autor señala que cuando se reduce cualquier cuestión a un solo factor, se presentan grandes dificultades para aceptar una teoría. Thomson sugiere que para discutir las causas de la migración se tienen que considerar cuatro categorías causales en la migración, donde las primeras dos están inscritas dentro de la causalidad evolutiva, y las últimas dos dentro de la causalidad fisiológica:

(a) Los factores que, sin ser verdaderamente causales, pueden hacer que la migración sea ventajosa y así dar del hábito un valor de supervivencia, (b) los factores del pasado, los cuales han contribuido a originar y desarrollar el hábito, (c) los factores que estimulan periódicamente el hábito de la actividad a su tiempo, y (d) los factores que pueden actuar como estímulos secundarios para determinar la hora exacta de partida, ya sea de invierno o de verano (Thomson, 1924, p. 641).

Thomson tiene como objetivo identificar en cuál de estas cuatro categorías se puede ubicar un factor operativo en particular (ya sea la longitud del día, la historia de vida de un organismo o la disponibilidad de alimento, por mencionar algunos). Según él, pensar en la causa de la migración como una unidad

simple, sería ignorar la existencia indudable de un hábito hereditario que tiene un pasado, así como un presente.

Años después, en 1932 John T. Curtis señala que la migración aviar es un instinto heredado desde hace miles de años, siendo que su origen es resultado de un proceso evolutivo⁵ sujeto a las presiones del medio ambiente sobre todas las especies a lo largo de su existencia. Aunque Curtis sugiere que factores ecológicos como las condiciones para la crianza y el suministro de alimentos dan un valor de supervivencia a las aves, admite que la ocurrencia anual de la migración es causada por el estímulo externo de la duración del día, así como por otros estímulos fisiológicos dados por las secreciones glandulares de las gónadas. Así como lo hizo Thomson ocho años antes, Curtis postula la complementación causal para explicar la migración aviar y es por ello que Curtis duda de la posición unívoca que muchos investigadores tienen al momento de realizar sus propuestas teóricas para explicar el fenómeno de la migración: “probablemente ningún enfoque de explicación por sí solo sea suficiente para desvelar completamente los misterios de la migración aviar” (p. 89).

El trabajo de estos dos últimos autores sugiere que los estudios provenientes de la fisiología en conjunto con la evolución y la ecología aparentemente ofrecen un panorama completo que pueda explicar los diversos agentes causales de la migración.

Como veremos en la siguiente sección, para desarrollar su propuesta teórica de 1961, Ernst Mayr comparte la postura de las explicaciones ofrecidas por Thomson (1924) o Curtis (1932) para la articulación de la distinción entre causas próximas y últimas, aun cuando no se apoya explícitamente en el trabajo de estos dos autores.

La construcción de explicaciones para entender la migración y distribución de las especies llamó la atención de los ecólogos de la primera mitad del siglo XX (Hagen, 1986). Y aunque la migración aviar no fuese claramente considerada como un subproblema de la ecología, a través de los estudios ya

⁵Curtis señala 4 puntos que se deben tomar en cuenta para dar cuenta de la evolución de la migración: “1) el funcionamiento de la selección natural, 2) la gama de propagación de cada especie que aumenta su población durante los momentos favorables; 3) un individuo errante en todas direcciones, al momento de finalizar cada temporada de crianza, y 4) la herencia de los caracteres adquiridos” (Curtis, 1932, p. 89).

mencionados se puede vislumbrar el interés por responder a la pregunta “¿por qué migran las aves?” desde un enfoque ecológico. En sus respuestas, estos investigadores tratan de caracterizar el entorno que alberga a las aves al momento de migrar, así como el entorno que éstas eligen como destino, (i. e. el hábitat que tenga mayor cantidad de luz; suficiencia de alimento; temperatura adecuada, etc.). De este modo, el estudio de la distribución de las aves se encuentra relacionada con la su migración.

El zoólogo y ecólogo alemán Richard Hesse (1937), junto con el ecólogo y etólogo americano Warder Clyde Allee y el herpetólogo americano Karl Patterson Schmidt, distinguen dos diferentes enfoques para explicar en este caso, la distribución geográfica de los animales: el enfoque evolutivo "histórico" y el enfoque no evolutivo “ecológico”⁶. De acuerdo a estos autores, las dos perspectivas son complementarias, pero llegan a la conclusión de que “debido a la naturaleza especulativa de las explicaciones históricas que pueden surgir del enfoque evolutivo, el valor relativo de sus conclusiones es muy desigual” (Hesse, 1937, p. 7). Según Hesse, Allee y Patterson, los investigadores que proponían las explicaciones históricas desde el enfoque evolutivo, realmente habían cometido muchos errores al postular hipótesis injustificadas y aventuradas, por lo que consideran que el enfoque ecológico es muy diferente, ya que las condiciones y los fenómenos del presente son objeto de análisis a través de repetidas pruebas, es decir, pueden ser rigurosamente verificadas mediante la experimentación. De este modo, muestran que en algunos ámbitos existe una tendencia a confiar únicamente en las propuestas pueden ser estudiados a través de la experimentación.

1.5 Distinción entre causas próximas y causas últimas

1.5.1 John Baker como antecedente de la distinción

De acuerdo con Ernst Mayr (1982), el texto del zoólogo John Randal Baker publicado en 1938 bajo el título: *The evolution of breeding seasons* (La

⁶Para Hesse el enfoque ecológico es el enfoque NO evolutivo. Esta terminología no debe confundirse con la que manejan Thompson y Curtis (revisados anteriormente), quienes proponen la complementariedad de los enfoques evolutivo-ecológicos y los enfoques fisiológicos para abordar el fenómeno de la migración aviar.

evolución de la época de reproducción), es aparentemente el primer trabajo donde se expone de manera clara la distinción entre causas próximas y causas últimas que famosamente dio a conocer Mayr en 1961.

En dicha publicación, el tema de Baker era la existencia de una relación entre las estaciones del año en que las aves se reproducen y su migración. Ya que (como hemos visto) la migración había suscitado una gran cantidad de explicaciones, Baker trató de introducir un poco de orden a la discusión de hipótesis sugiriendo una distinción entre causas próximas⁷ y últimas. Según el filósofo e historiador de la biología John Beatty, Baker sostenía lo siguiente:

Para la reproducción, algunos animales han desarrollado la capacidad de responder a ciertos estímulos. Generalmente es claro que la temporada adoptada permite a los jóvenes crecer en condiciones climáticas favorables, en cierto sentido, estas condiciones de temporada, son las causas últimas de la reproducción, en ese momento en particular. No hay razón para suponer que las condiciones ambientales favorables a los jóvenes son necesariamente las que constituyen las causas inmediatas que estimulan a los padres a reproducirse. Así, la abundancia de alimento para los jóvenes podría ser la causa última, y la longitud de la luz del día la causa próxima de la temporada de reproducción (Baker, 1938 citado en Beatty, 1994, p. 345).

Aunque el título de la ponencia de Baker fue "La evolución de la época de reproducción" Baker, en realidad estaba más interesado en explicar las causas próximas⁸ –i.e. la fisiología de las aves ante un estímulo interno o externo– que se obtienen de los entornos en los que la especie en cuestión ha evolucionado (Beatty, 1994).

⁷Baker ordena las causas próximas en internas y externas. Toma en cuenta la relación causal que existe entre las señales ambientales externas – i.e. cambio de la temperatura – y las señales internas – i.e. estímulos fisiológicos y cambios hormonales – (Beatty, 1994).

⁸Baker estaba consciente de que un énfasis excesivo en el laboratorio, podía ocultar cuestiones relevantes de campo que no eran consideradas para la comprensión tanto de la historia de la evolución y de las causas próximas reales (Beatty, 1994).

1.5.2 La propuesta teórica de Ernst Mayr

El artículo culminante en torno a la distinción entre los dos niveles de explicación que distingue causas próximas y causas últimas, fue publicado por el ornitólogo y sistemático Ernst Walter Mayr el 10 de noviembre de 1961, bajo el título *Cause and Effect in Biology* (Causa y efecto en biología); mismo que además fue uno de los integradores de las ideas que dieran lugar a la Síntesis moderna de la teoría de la evolución (Laland, 2011).

En dicho artículo Mayr (1961) distingue dos campos en la biología, el primero, el de la *biología funcional*, “se encuentra relacionado con la función e interacción de los elementos estructurales de un organismo” (Mayr, 1961, p. 1502). Se caracteriza por un enfoque físico-químico que estudia las causas próximas. En este campo, dice Mayr, “el método experimental es esencialmente el mismo que el utilizado en ciencias como la física y la química” (p. 1502); la actividad del investigador debe ir orientada a responder la pregunta fundamental “¿cómo? i.e. ¿cómo funciona algo?, ¿cómo se dirige su funcionamiento?” (p. 1502).

El otro campo al que se refiere Mayr (1961) es el de *la biología evolutiva*, la cual se relaciona con la historia del organismo, es decir, con sus causas últimas. Responde la interrogante básica “¿por qué?” (p. 1502), i.e. ¿por qué un ave tiene determinado código genético en lugar de otro? El biólogo evolutivo que trata de responder la cuestión ¿por qué? Siempre tomará en cuenta la interrogante histórica ¿cómo fue?, i.e. ¿cómo fue que dicha ave adquirió ese determinado código genético?

Podemos usar el lenguaje de la teoría de la información para intentar otra forma de diferenciar estos dos campos de la biología. El biólogo funcional trata con todos los aspectos de la decodificación de la información programada que contiene el DNA del cigoto ya fertilizado. El biólogo evolutivo por otro lado, se interesa en la historia de estos programas de información y en las leyes que controlan los cambios de estos programas de generación en generación. En otras palabras, se interesa en las causas de estos cambios (Mayr, 1961, p. 1502).

Para fundamentar la distinción entre causas próximas y causas últimas, Mayr utilizó como ejemplo el fenómeno de migración aviar planteando “¿por qué el *chipe*⁹ [figura 4] que estaba en New Hampshire, comenzó su migración hacia el sur en la noche del 25 de agosto?” (Mayr, 1961, p. 1502). Mayr (1961) enlista cuatro causas legítimas para explicar el fenómeno de migración aviar:

1) Una causa ecológica (última): el chipe, que es un ave insectívora, debe migrar porque si pasa el invierno en New Hampshire morirá de hambre; 2) una causa genética (última): el chipe en el curso de la historia evolutiva de su especie ha adquirido una constitución genética que la induce a responder apropiadamente a un determinado cambio de estímulos del ambiente. El búho que anida al lado del chipe carece de esta constitución y por tanto no puede responder igualmente a estos estímulos. El búho resulta ser, por lo tanto sedentario; 3) una causa fisiológica intrínseca (próxima): el chipe vuela hacia el sur porque su migración está relacionada con la fotoperiodicidad. Responde al decremento de la longitud del día y está listo para migrar tan pronto como el número de horas de luz en el día baja de un cierto nivel; y 4) una causa fisiológica extrínseca (próxima): finalmente el chipe migró el 25 de agosto porque una masa de aire frío con vientos del norte pasó sobre nuestra zona ese día. La baja repentina de temperatura y las condiciones climatológicas asociadas a ella afectaron al ave que estaba ya en un estado fisiológico general dispuesto para la migración, de tal manera que despegó ese día en particular (ibíd., pp. 1502-1503).



Fig. 4.- Chipe

⁹ Ave perteneciente a la familia Parulidae. Aclaramos que en este caso no es posible señalar específicamente la especie que utilizó Mayr (1961) para ejemplificar su dualidad de causas, debido a que él mismo no puntualiza el nombre científico del ejemplar. Asimismo, mencionamos que en el artículo original, Mayr utiliza la palabra *warbler*, sin embargo, para la traducción a *Chipe*, recurrimos al Dr. Amadeo Estrada Nieto de la Facultad de Ciencias de la UNAM, a través de comunicación personal el 4 de julio de 2014.

Con este ejemplo Mayr intenta mostrar que los dos enfoques por sí solos no explican cabalmente la migración del chipe, ni mucho menos la migración aviar en general. Es hasta que se integran los dos enfoques (de causas próximas y causas últimas), que se logra un mejor entendimiento de las causas del recorrido migratorio en las aves. De acuerdo con Mayr, las distintas hipótesis (las cuatro causas legítimas postuladas en su ejemplo), son a menudo interpretadas de manera incorrecta, como si estuviesen en pugna, por lo que él, al inicio de su publicación advierte:

Cualquier biólogo que trabaje en cualquiera de estos dos campos debe tener conocimiento y apreciación del otro campo si no quiere ser considerado un especialista de criterio estrecho (Mayr, 1961, p. 1501).

En una publicación posterior a la de Ernst Mayr, David Lack (1965) arguye que los rasgos adaptativos de los organismos se deben interpretar en dos niveles. El primero es el nivel próximo, donde se interpretan los factores fisiológicos. El segundo y último se refiere a los valores de supervivencia de la especie. Pero en una publicación posterior de 1968, David Lack se muestra preocupado por el enfoque de las causas últimas para abordar el fenómeno de la migración aviar, pues expresa que al tratarse de un producto de la selección natural, el análisis de la migración y su estudio pueden caer en la trampa especulativa del enfoque evolutivo; algo muy parecido a la preocupación que ya había externado Richard Hesse en 1937.

1.6 Conclusión

El fenómeno de la migración aviar ha sido un gran espectáculo de la naturaleza; las personas han observado con gran atención la aparición y desaparición de las aves entre las estaciones del año (Berlanga y Rodríguez, 2010). Como se mencionó anteriormente, la migración de las aves fue una cuestión que atrajo la atención de científicos, mismos que construyeron agendas unificadas de investigación con el fin de poder explicar adecuadamente dicha actividad ornitológica.

De acuerdo con el historiador Thomas Junker, el grupo de las aves siempre tuvo un interés especial para diversos investigadores, quizá por ello hasta 1940 fue el más estudiado de todas las agrupaciones taxonómicas (Junker, 2003). Recordemos que Mayr era ornitólogo, y si tomamos en cuenta la gran cantidad de investigaciones que se volcaron sobre la migración de las aves, no resulta extraño que utilizara este fenómeno para ejemplificar su distinción entre causas próximas y causas últimas.

Si bien es cierto que existieron autores que proponían una distinción entre diversos tipos de causas para entender la migración, como lo hicieron Thomson (1924), Curtis (1932), Shäfer (1907) y Baker (1938); también hubo investigadores que sin utilizar el fenómeno de migración proponían esta dilucidación de causas.

Aquí podemos señalar al zoólogo y biólogo evolutivo inglés Edward Poulton, quien en 1908 también planteó las preguntas “¿cómo?” y “¿por qué?” (Poulton, 1908, p. xlvi), para tratar de entender cualquier fenómeno biológico, utilizando como ejemplo la formación del corcho en las plantas. Ante la pregunta “¿por qué se produce el corcho?” (ibíd., p. xlvi), Poulton dice que la respuesta “porque el corcho le confiere ventajas adaptativas a la planta” es insuficiente. Si bien es cierto que el hecho de que la formación del corcho le confiere ventajas a las plantas explicaría por qué esa característica fue seleccionada; la respuesta al “¿por qué se produce el corcho?”, no satisface la pregunta “¿cómo es que se produce el corcho?”. Así, Poulton determina que la pregunta “¿por qué?” impulsará el interés por estudiar los procesos fisiológicos a través de los cuales tiene lugar la formación del corcho, es decir, incita a que el investigador se cuestione el “¿cómo?”. De este modo, Poulton contempla dos niveles de explicación en la biología utilizando las dos preguntas (¿por qué? y ¿cómo?). Los procesos históricos que describen la ventaja adaptativa del poder formar el corcho y complementan las explicaciones fisiológicas. Pero, advierte Poulton, respondiendo una de las preguntas, no necesariamente se resuelve la otra.

De acuerdo con Andrés Caponi (2012), también Julian Huxley (1965 [1943]) –contemporáneo de Mayr– sugirió dos niveles de análisis para comprender los fenómenos biológicos. Huxley distinguió entre dos niveles de explicación en la biología que deben ser complementarios al enunciar que:

Todo problema biológico tiene un aspecto evolutivo y un aspecto inmediato, una significación funcional así como una base mecánica, y ambos problemas deben ser estudiados (Huxley, 1965 citado en Caponi, 2012, p. 103).

Caponi aclara¹⁰ que Huxley no utiliza la terminología de las causas próximas y últimas; cuando él emplea la expresión “significación funcional”, no le otorga al término “funcional” la connotación que Mayr maneja cuando habla de “biología funcional”. Caponi insiste que en el caso de Julian Huxley, “significación funcional” refiere a un significado adaptativo, es decir, la razón por la cual (el por qué) un rasgo morfológico fue seleccionado dentro de un linaje, y por otra parte, la explicación mecánica de cómo (el ¿cómo?) ese rasgo conformado, se desarrolla en un organismo individual.

A pesar de estas otras propuestas, Beatty (1994) considera que la propuesta teórica de Ernst Mayr logró trascender gracias su papel de liderazgo en las áreas de la sistemática y la biología evolutiva, así como su traslado a la Universidad de Harvard en donde asumió el cargo de Director del Museo de Zoología comparada en 1961. Esto trajo como consecuencia que Mayr tuviese un puesto cada vez más importante como portavoz de la biología evolutiva. Generó una tesis analítica en la que además de integrar los distintos niveles de causas para explicar de manera adecuada el complejo fenómeno de la migración aviar, legitimó el uso de explicaciones evolutivas que estaban siendo desdeñadas en algunos ámbitos por la tendencia a favorecer la experimentación y el análisis de los procesos fisiológicos. Uno de los efectos de la propuesta de Mayr fue darle a la biología de causas últimas el mismo valor explicativo que a la biología de causas próximas:

Las explicaciones de todos los fenómenos biológicos excepto los más simples, comúnmente consisten en un conjunto de causas. Esta afirmación es particularmente verdadera para todos los fenómenos biológicos que sólo se pueden comprender si se toma en consideración su historia evolutiva. Cada conjunto es como un par de paréntesis que contienen mucha información aún sin analizar, y

¹⁰La aclaración se hizo mediante comunicación personal con el Dr. Gustavo Andrés Caponi (profesor-investigador en filosofía e historia de la biología de la Universidade Federal de Santa Catarina en Brasil), el 4 de julio de 2014.

mucha información que presumiblemente nunca se podrá analizar completamente (Mayr, 1961, p. 1506).

Sí bien es cierto que ya varios autores habían distinguido entre causas próximas y últimas. Estos aspectos se articularon con más fuerza en 1961 (Haffer, 2007). Así, el uso que Mayr hace de la distinción entre causas próximas y causas últimas como portavoz de la biología evolutiva –lo cual expondremos en el segundo capítulo– se encuentra muy relacionado con el hecho de que, durante el mismo período en que la reputación de Mayr estaba creciendo, la biología molecular –con su énfasis en las causas inmediatas– también ganaba prestigio como fuente principal de las explicaciones biológicas. Mayr avanzó la distinción para defender la importancia de disciplinas naturales históricas en un momento en que la biología molecular las relegaba cada vez más a las sombras.

Capítulo 2

Ernst Walter Mayr, la síntesis moderna y causalidad en biología

2.1 Breve reseña de Ernst Walter Mayr

Ernst Walter Mayr nació el 5 de julio de 1904, en Kempten, al sur de Baviera, Alemania, y con 100 años de edad, falleció el 3 de febrero de 2005 en Bedford, Massachusetts. Mayr fue ampliamente considerado como el biólogo evolutivo más influyente del siglo XX, así como uno de los principales arquitectos de la síntesis moderna de la teoría de la evolución y el integrante más longevo de la Unión de Ornitólogos Americanos (AOU, por sus siglas en inglés), misma a la que perteneció desde 1929 (Bock, 2005).

Aunque Ernst Mayr siguió la tradición familiar y se inscribió a la escuela de medicina de Alemania, desde muy joven se interesó por el campo de la ornitología. Un día de camino a la universidad, Mayr observó un par de patos buceadores de cresta roja [figura 5], una especie muy rara de Mortizburgo. Esta, observación era prueba de la recolonización de estas aves en la costa sur del mar Báltico, por lo que el joven Mayr se dirigió al Museo de Historia Natural de Berlín para contar lo visto al ornitólogo y sistemático Erwin Stresmann, quién se impresionó con el potencial de Mayr. Así, Stresmann lo invitó a trabajar con él en la colección de aves del museo y lo impulsó a publicar su primer artículo en la revista mensual *Ornithologische Monatsberichte* en 1923. Dos años después Mayr dejó la medicina, y en marzo de 1925 comenzó su formación en zoología. En junio de 1926 obtuvo el grado de doctor en la Universidad Humboldt de Berlín y aceptó un cargo de asistente en el Museo de Historia Natural (Meraz, 2005; Winsor, 2005).

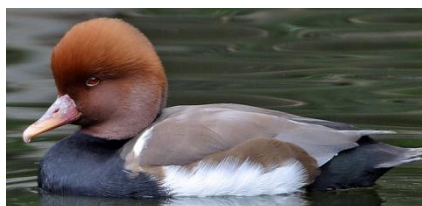


Fig. 5.- Pato buceador de cresta roja (*Netta rufina*)

Mayr tuvo una carrera muy productiva e hizo importantes contribuciones en distintas disciplinas –de las que también fue un referente– incluyendo la ornitología, la taxonomía, la zoogeografía, la sistemática, la historia y filosofía de la biología, habiendo publicado más de 600 artículos en revistas y 20 libros (Evolution, 2005).

En 1953 fue nombrado profesor en la Universidad de Harvard, donde recibió el título de Profesor Alexander Agassiz de Zoología –mismo que preservó hasta su jubilación en 1975– y en 1961 fue nombrado director del Museo de Zoología Comparada [Figura 6] en la misma universidad (Beatty, 1994). Gracias al desarrollo de sus intensas labores teóricas y prácticas, Mayr tuvo una participación notable en la constitución de la Sociedad para el estudio de la Evolución, de la que emergió la revista *Evolution*, de la cual Mayr fue el primer editor (Burkhardt, 1994).



Fig. 6.- El profesor Romer (izquierda) da la bienvenida al profesor Mayr (derecha), a su nuevo cargo como director del Museo de Zoología Comparada de Harvard (foto tomada de Beatty, 1994).

2.2 La Síntesis moderna de la teoría de la evolución

La teoría de la evolución que planteó Charles Darwin en 1859 en su libro *El Origen de las especies* reformó la manera en que los naturalistas del siglo XIX interpretaban y estudiaban los fenómenos biológicos, así –aunque existieron amplias discusiones posteriormente a la publicación de Darwin– la idea de que las especies cambian fue ampliamente aceptada (Barahona, 2004).

No obstante, de acuerdo con Dupré (2006), hubo una polémica en torno al nivel de importancia que debía tener el mecanismo de la selección natural dentro del gran proceso evolutivo. La teoría variacional de Darwin explicada por medio de la selección natural se consolidó con la unión de los nuevos descubrimientos de la genética mendeliana redescubierta en 1900 (Mayr, 2000). De este modo, tras una serie de publicaciones suscitadas desde mediados de la década de 1930 y hasta mediados de 1950, se estableció la llamada “*Síntesis moderna* de la teoría de la evolución, también conocida como neodarwinismo” (Kingsland, 2004, p. 443).

El zoólogo británico Julian Huxley acuñó el término *Síntesis moderna* en su publicación de 1942, *Evolution: the modern synthesis* (Evolución: La síntesis moderna), en la cual se incluyen las aportaciones de los fundadores de la genética de poblaciones R. A. Fisher, J. B. S. Haldane, Sewall Wright, así como de diversos investigadores de la biología, que desde 1930, establecieron las bases del darwinismo moderno (Largent, 2002). Éstos coincidían en que la selección natural era un mecanismo creativo, el cual, posteriormente se integró con las disciplinas de la historia natural (Aznavurian, 2009).

Entre las publicaciones clave que hicieron posible la articulación de la síntesis moderna, Haffer (2007) nos dice que la primera obra que sintetizó las explicaciones entre los genetistas y los naturalistas, fue la escrita por Theodosius Dobzhansky que influenciado por la escuela de investigación genética de T.H. Morgan, y utilizando su formación como naturalista en Rusia, escribió en 1937: *La genética y el origen de las especies (Genetics and the Origin of Species)*. Según Haffer, “los otros arquitectos” de la síntesis Moderna (Haffer, 2007, p. 189) ampliaron el camino marcado por Dobzhansky a través de las publicaciones: “*La evolución de los sistemas genéticos (The Evolution of Genetics Systems)* de C.D. Darlington (1939), *La sistemática y el origen de las*

especies (Systematics and the Origin of Species) de Ernst Mayr (1942), *Ritmo y modo en la evolución (Tempo and Mode in Evolution)* de George Gaylord Simpson (1944) y *La variación y la evolución en plantas (Variation and Evolution in Plants)* de G. Ledyard Stebbins (1950). Estos trabajos redirigían la atención al estudio detallado de la evolución como un proceso, poniendo énfasis en el modo como opera la selección natural y en sus efectos. La modernidad de la biología evolutiva consistía en su enfoque del análisis de las causas: el cómo y el porqué de la evolución, más que una simple descripción del registro evolutivo” (Kingsland, 2004, p. 451). Es decir, la modernidad residía en la incorporación de métodos analíticos que se dieron a través de la genética de poblaciones para poder elucidar los mecanismos mediante los cuales ocurre la evolución, que junto con la integración de las prácticas naturalistas, era posible explicar el origen de la diversidad biológica.

Cachón (2008, p. 40) retoma a Mayr (1982, p. 569) al argüir que el núcleo teórico consensuado entre los neo darwinistas obedece a tres principios que emanan de la síntesis moderna de la teoría de la evolución:

- 1) Que la selección natural es el principal mecanismo evolutivo y el único que produce adaptación. Sin embargo, no se pretende en ningún momento, que la selección sea el único agente evolutivo, pero sí que desempeña un papel preeminente, en tanto que la evolución es concebida –desde Darwin y hasta la síntesis moderna– como un proceso esencialmente adaptativo.
- 2) Que la evolución es necesariamente gradual. Pero gradual no en el sentido que deba darse continuamente o a una tasa uniforme; sí, en cambio, en otros dos sentidos: los cambios deben ser graduales en el tiempo, ya que antes que cualquier mutación individual ventajosa prevalezca en una especie, deberá extenderse en la población mediante la herencia de las progenies en sucesivas generaciones.
- 3) Cualquier mecanismo evolutivo debe ser consistente con lo que sabemos de genética y micro evolución. Esto implica que cualquier proceso macro evolutivo deberá ser consistente –es decir, no podrá estar reñido– con la macro evolución.

Asimismo, Haffer (2007, p. 183) subraya que el período de la síntesis moderna originó una condensación entre:

1. El pensamiento de las disciplinas biológicas: la genética, la sistemática y la paleontología.
2. Los enfoques, experimental-reduccionista (genética) y observacional-holístico (naturalistas-sistemáticos).
3. La tradición anglófona con un énfasis en las matemáticas y la adaptación, y una tradición europea continental con énfasis en las poblaciones, las especies y los taxones superiores.

La síntesis moderna de la teoría de la evolución ha sido para muchos científicos, historiadores y filósofos de la ciencia uno de los eventos más importantes en el desarrollo de la biología del siglo XX (Mayr y Provine 1980; Reif *et al.*, 2000).

A continuación se intenta mostrar al lector la historiografía tradicional de la síntesis moderna, ya que él mismo Mayr fue parte de la edificación clásica en la que se explica la conformación de la teoría neosintética. No obstante, nos anticipamos a decir que existen críticas¹¹ a la historiografía habitual; autores como Reif *et al.* (2000) sostienen que la típica explicación de la construcción de la síntesis moderna no refleja la gran cantidad de aportaciones investigativas que existieron para desarrollar y consolidar lo que se considera como el paradigma unificador de la evolución.

¹¹ Para una revisión más detallada, véase a Reif *et al.*, 2000.

2.2.1 Periodización histórica de la Síntesis moderna de la teoría de la evolución

De acuerdo con Cachón (2008) podemos encontrar un consenso general entre varios historiadores de la biología respecto a que la conformación de la síntesis moderna se dio en dos fases.

La primera se distinguió por el surgimiento de la genética de poblaciones¹², es decir, “la síntesis de las ideas de Mendel y Darwin” (Cachón, 2008, p. 32). En esta primera etapa podemos destacar el esfuerzo teórico de Ronald Aylmer Fisher, John Burdon Sanderson Haldane y Sewall Green Wright, quienes trataron de interpretar a la evolución en términos de los mecanismos genéticos conocidos (Cachón, 2008; Smocovitis, 1992; Mayr, 2004; Eldredge, 2009). Mayr (2004) apunta que en este período la evolución se abordó dentro de las poblaciones, por lo que se hacía referencia a los estudios que explicaban la *anagénesis*. Es en esta fase que la evolución se percibe desde un *plano vertical*, tomando en cuenta únicamente la descendencia modificada a través del *tiempo* (Mayr, 2004). Cachón (2008) señala que si bien el primer artículo de Fisher (*The correlation between Relatives on the Supposition of Mendelian Inheritance*), el cual sentó la base teórica de la genética de poblaciones en Inglaterra, fue publicado en 1918. Suele considerarse a su libro *The Genetical Theory of Natural Selection*, publicado hasta 1930, como el origen de esta primera fase de la síntesis moderna ya que logró sintetizar de manera definitiva el mendelismo y el darwinismo (Mayr, 2004; Kingsland, 2004; Cachón, 2008; Eldredge, 2009).

De acuerdo con esta periodización, la segunda fase de la síntesis moderna consistió en impulsar una integración de la genética de poblaciones con aspectos de la historia natural en el discurso evolucionista. Esto, a través de los esfuerzos realizados por Theodosius Dobzhansky, Ernst Mayr, George Gaylord Simpson, G. Ledyard Stebbins, C.D. Darlington y Julian Huxley (Smocovitis, 1992; Mayr, 2004; Kingsland, 2004; Cachón, 2008;). Es en este período de la síntesis moderna –a diferencia de la primera fase, cuando la anagénesis cobró importancia– que los estudios en torno a la multiplicación de las especies, es decir, la *cladogénesis* tomaron un gran énfasis (Mayr, 2004). Es decir, ahora se

¹²Cachón (2008) coincide con Mayr (2004) en que en esta fase el desarrollo de la genética de poblaciones significó el abandono de teorías competidoras, como la teoría saltacionista de De Vries o la teoría de la ortogénesis.

impulsó en el estudio de la evolución el *plano horizontal*, cuestión que hace referencia al espacio geográfico como factor para explicar el origen de la diversidad¹³ de las especies.

De acuerdo con Smocovitis (1992), Eldredge (2009), Mayr (2004) y Kingsland (2004) este período comenzó con la publicación del libro publicado por Dobzhansky en 1937: *Genetics and the Origin of Species*. Obra que además de dar origen a la base teórica de la genética evolutiva que funcionaría para integrar las tradiciones naturalistas y experimentalistas, también logró catapultar una serie de libros que se agruparon bajo la colección denominada *Columbia Biological Series*¹⁴ que incluyó las publicaciones¹⁵: *Systematics and the Origin of Species* de Ernst Mayr (1942), *Tempo and Mode in Evolution* de George Gaylord Simpson (1944) y *Variation and Evolution in Plants* de G. Ledyard Stebbins (1950). Estas publicaciones fueron un reflejo claro de que “estos autores comenzaron a ligar las prácticas heterogéneas de sus trabajos evolutivos dentro de una sola red unificada, basada en la genética y la teoría de la selección natural” (Cachón, 2008; p. 33). En la consolidación de esta segunda fase, Mayr (1982) utilizó su participación como arquitecto de la síntesis moderna para sugerir que se tome como la consagración de la teoría neosintética de la evolución, el simposio internacional llevado a cabo en la Universidad de Princeton, New Jersey entre los días 2 y 4 de enero de 1947, en el cual, se logró un consenso entre las prácticas genetistas y naturalistas.

De acuerdo con lo arriba descrito, es en la segunda fase donde situaremos la labor científica de Ernst Mayr por conciliar disciplinas de la historia natural con la genética de inicios del siglo XX, así como con otras disciplinas experimentales. En este contexto encontraremos la necesidad explicativa de Mayr por entender los procesos del mundo vivo, lo que lo lleva a tratar siempre de conciliar los valores explicativos entre lo que él denomina “disciplinas

¹³ El origen de la diversidad de las especies no fue explicado por los genetistas de poblaciones de la primera fase (Mayr, 2004; Eldredge, 2009).

¹⁴ Mayr (2004, p. 124) recalca que “fueron estas publicaciones las que completaron de manera exitosa la síntesis entre los campos de estudio de la anagénesis con la cladogénesis”, colocando así su participación en el segundo período.

¹⁵ Sin embargo, Reif *et al.* (2000) señalan que esta versión de la historiografía de la síntesis moderna ha sido objeto de debate. Indicar que estas obras fueron las únicas fuentes fundamentales para la construcción de la síntesis moderna, es desconocer las pequeñas contribuciones de otras publicaciones. Esto, refieren los autores, es debido a que resultó más conveniente para los historiadores entablar la participación de pocas obras, en lugar de lidiar con muchas publicaciones en diferentes idiomas.

funcionales y disciplinas evolutivas” (Mayr, 1961; p. 1502). Veremos así, que el conocimiento que adquirió como ornitólogo y evolucionista será usado para la construcción teórica que él sugirió en 1961, expuesta en *Cause and Effect in Biology*, para recoger el valor explicativo de las practicas naturalistas frente a la “nueva biología”.

2.2.2 El papel de Ernst Mayr como arquitecto de la Síntesis moderna

El interés de Mayr por conjuntar explicaciones ofrecidas desde algunas áreas de la historia natural produjo contribuciones importantes a la síntesis moderna que como se mencionó antes, tuvo lugar durante las décadas de 1930 y 1940.

Como anticipamos, la labor evolucionista de Mayr la podremos ubicar en el segundo período. Etapa en la que además de utilizar las interpretaciones genéticas dadas en la primera fase, también construyó hipótesis incluyentes que albergaron el uso de disciplinas practicadas desde la historia natural; en específico, Mayr defendió el uso de la sistemática¹⁶ para la edificación de explicaciones evolutivas. Subrayamos así, que para él fue muy importante el uso de un enfoque naturalista que complementara las investigaciones de los genetistas de la primera etapa de la síntesis moderna, quienes en palabras del propio Mayr “trataron a la evolución únicamente como un pozo de genes, con variaciones genéticas” (2004, p. 123), evidenciando “la tendencia reduccionista de los genetistas de poblaciones” (2004, p. 125). Para Mayr (2004) los genetistas del primer período resolvieron el conflicto entre la genética mendeliana y la selección natural¹⁷, pero no pudieron explicar la especiación y tampoco pudieron abordar el origen de la diversidad biológica (subrayando que si bien Fisher, Haldane y Wright eran conscientes del problema del origen de la biodiversidad, se referían a ella vagamente). Esto es producto –de lo que se mencionó anteriormente– de que los genetistas de poblaciones de la primera

¹⁶Mientras que los genetistas se concentraron en el nivel genotípico de los organismos y consideraron a la evolución como cambios en la composición genética de las poblaciones, los naturalistas (sistemáticos y paleontólogos) consideraron al fenotipo, es decir, a todo el organismo como el objetivo de la selección, definiendo a la evolución como la descendencia con modificación (anagénesis) y la multiplicación de las especies (cladogénesis) (Haffer, 2007; Mayr, 2004).

¹⁷ Mayr (2004; p. 122) llama *Síntesis Fisheriana* a la integración explicativa de la genética mendeliana y la selección natural.

fase no contemplaron en sus estudios la implicación que desempeña la ubicación geográfica de las poblaciones y su aislamiento:

Proporcionar una explicación de cómo proliferan tantas y diversas formas de vida en un momento dado –en lugar de explicar cómo una sola forma de vida cambia de manera continua a través del tiempo¹⁸– fue el logro del segundo período, que inició Dobzhansky con su trabajo *Genética y el Origen de las especies* (Mayr, 2004; p. 122).

Lo anterior no fue sorpresa, ya que todavía hasta el inicio de la década de 1930 las ideas sobre especiación y el origen de la diversidad biológica habían permanecido desconocidas para los genetistas de laboratorio –que analizaban únicamente los cambios dentro de una población–, y por otro lado los naturalistas también ignoraban los mecanismos genéticos que actúan en la evolución, denotando una clara falta de comunicación entre las investigaciones de los campos experimentalistas y naturalistas que se involucraban dentro de las explicaciones evolutivas (Mayr, 2004). Ante la ausencia de un diálogo entre los enfoques genetistas y naturalistas, Mayr en su publicación de 1942 *Sistemática y el Origen de las Especies (Systematics and the Origin of Species)* tuvo como objetivo explicar algunas nociones como: especie, especiación, y el papel de la geografía en la evolución de la especie, cuestiones que eran bien conocidos por los sistemáticos (naturalistas), pero no por los genetistas (Haffer, 2007).

[D]ebido a que Mayr observó que las poblaciones que solían dar inicio a nuevas especies eran, sobre todo, aquellas que quedaban geográficamente aisladas en la periferia del área central de distribución de la especie, él le llamó a este proceso *especiación peripátrica* (Cachón, 2008, p. 53).

De este modo, Mayr manifestó la importancia del aislamiento geográfico como un factor necesario para desarrollar el aislamiento genético que es fundamental para explicar el origen de nuevas especies.

¹⁸Mayr hace referencia clara a la anagénesis que fue tratada por los genetistas de poblaciones del primer período.

Mayr, a través de su obra publicada de 1942 mostró que la sistemática¹⁹ desempeñaba un papel fundamental en la síntesis moderna, proporcionando una teoría para el componente horizontal de la evolución que ayudaría a comprender el estudio de la cladogénesis (Junker, 2003). Por ello que resaltamos que la contribución específica de Mayr a la síntesis moderna de la teoría de la evolución, fue el origen de la diversidad orgánica (a través de conocer los mecanismos de especiación) que en la segunda etapa se convirtió en una preocupación central de la evolución biológica.

Podemos ver que el ánimo de Mayr por explicar el hecho evolutivo desde una perspectiva holística, hizo que él sugiriera una complementariedad entre las investigaciones de los genetistas de poblaciones y el conocimiento proporcionado por las prácticas naturalistas. Distinguimos que Mayr, desde su formación como ornitólogo y sistemático (naturalista) representó un enfoque anti-reduccionista en la biología. Inclusive él reconoce:

Aunque siempre se ha utilizado la definición estándar de los genetistas donde la evolución es un cambio de las frecuencias alélicas, esta me parece incompatible con mi pensamiento holístico (Mayr, 2004; p. 125).

Para Mayr, la evolución es más que un cambio en la frecuencia genética. Él refiere que es: “la adquisición y el mantenimiento de adaptabilidad, así como el origen de la diversidad biológica” (2004, p. 125).

Durante la década de 1940, Mayr tuvo una participación cada vez más importante en la expansión de la síntesis moderna en la biología, valiéndose de recursos como la fundación de la revista *Evolution* –fundada a finales del año 1946–, de la que fue el primer editor (Burkhardt, 1994). Asimismo, Mayr promovió la cooperación entre disciplinas, volviéndose un excelente organizador del “Comité sobre problemas comunes de la genética,

¹⁹En el primer capítulo de su libro *Systematics and the Origins of Species*, Mayr caracteriza la sistemática de este modo: “1) Sistemática antigua: la morfología de las especies ocupa una posición central; es el individuo y no la población la unidad básica de estudio. 2) Sistemática nueva: las subdivisiones de las especies, poblaciones y variación geográfica se estudian a detalle; la población se ha convertido en la unidad taxonómica básica. La definición morfológica de las especies ha sido sustituida por una definición biológica que incluye aspectos ecológicos, geográficos, genéticos, etológicos y fisiológicos (Haffer, 2007; p. 200)”

paleontología y sistemática”²⁰ –del que surgió posteriormente en 1947 la reunión de Princeton que consolidó la síntesis moderna de la teoría evolutiva– (Caín, 2002). Así, con recursos teóricos e institucionales Mayr trató de hacer cada vez más estrecha la distancia teórica que existía entre la genética y las disciplinas naturalistas –y en su caso en particular: la sistemática–, para ofrecer una explicación del proceso evolutivo, donde la especiación y el origen de la diversidad fueron temas centrales para la síntesis moderna.

2.3 Una perspectiva fisicalista de la biología durante la primera mitad del siglo XX

Aunque la conferencia de Princeton que se llevó a cabo en enero de 1947 trató de cerrar la brecha entre los estudios genetistas (experimentalistas), paleontólogos y sistemáticos (naturalistas), ello no aseguró que a todas las disciplinas biológicas se les reconociera el mismo valor explicativo.

Como se ilustró en el primer capítulo, desde inicios del siglo XX existieron en algunos tópicos de la biología –i.e. fenómeno de migración aviar– discusiones respecto a la legitimación de los estudios ofrecidos por la historia natural y los realizados a través de la experimentación, siendo este último considerado por muchos investigadores como un mejor método para el quehacer científico. De acuerdo con Smocovitis (1992), esta discusión se presentó fuertemente durante las primeras tres décadas del siglo XX, donde las ramas de la biología que más sufrieron el escrutinio metodológico eran las que estaban orientadas a la historia natural²¹. La creciente experimentalización de las disciplinas biológicas llevó a los naturalistas a un período de turbulencia. Inclusive Smocovitis señala que un reflejo de tal situación, fue que a mediados

²⁰El 17 de octubre de 1942, 11 científicos, incluidos G.G. Simpson, Dobzhansky y Mayr se reunieron en el departamento de Zoología de la Universidad de Columbia para discutir las fronteras de las futuras investigaciones entre la genética y la paleontología. Posteriormente en abril de 1944 se añadió al comité, la disciplina de la sistemática –por propuesta de Mayr– (Haffer, 2007).

²¹Especialmente se presentaban vulnerables los estudios evolutivos. Se cuestionaban los diferentes puntos de vista como el lamarckismo, y los agentes de evolución que describió Darwin; ya que carecían de un rigor experimental que demostrara dichas hipótesis. Además, tampoco había mucha evidencia empírica directa para la evolución, que era una disciplina histórica (Smocovitis, 1992).

de la década de 1930 hubo intentos de convertir a *The American Naturalist*²² en una revista especializada en genética. Por su parte, el historiador Garland Allen (1975), sostiene que varios círculos de biólogos de la década de 1920 recurrieron a la metodología experimental de las disciplinas físicas para la realización de sus investigaciones científicas, tornándose en muchas esferas de la ciencia la intensificación de la experimentación. Así podemos acentuar que el siglo XX fue testigo de la expansión del método experimental en la biología, lo cual provocó tensiones metodológicas entre las diversas disciplinas de la biología, desplazando algunos campos y/o deslegitimándolos.

Las críticas metodológicas a las disciplinas naturalistas se hicieron desde una perspectiva filosófica fundamentada en el positivismo lógico²³ –que tuvo un papel imperante dentro del ámbito científico–, trayendo como consecuencia que los supuestos concebidos por dicha perspectiva filosófica repercutieran en los enfoques de investigación, ya que se emplearon las características epistemológicas del positivismo que estaba fuertemente arraigado en las disciplinas exactas de la física y la química. Esto ocasionó que muchos científicos y filósofos de la ciencia tuviesen un criterio de ciencia sesgado al positivismo enraizado en la física, lo que por supuesto incluyó la actividad investigativa de diversos círculos de biólogos (Mayr, 1982; Junker 1996; Mayr, 1996; Hull, 2004).

En el caso de la síntesis moderna, Smocovitis (1992) señala que fue la adopción exitosa de la experimentación en los estudios evolutivos a través de modelos matemáticos realizados por R. A. Fisher, Sewall Wright, J.B.S. Haldane y Theodosius Dobzhansky, lo que logró incorporar una perspectiva matemática de la naturaleza, obedeciendo a un marco mecanicista y materialista:

²²*The American Naturalist*, es una revista científica que se publica de manera mensual; se estableció en 1867.

²³Los positivistas lógicos de esta época se encontraban activamente embarcados con el ideal de la Ilustración para unificar todas las ciencias. Lo que se basó en la idea fundamental de que todas las ciencias físicas, biológicas y sociales podían reducirse a términos fisicalistas que mantenían un método común en su lenguaje protocolario. Por lo que la biología se vio amenazada por la inmersión hacia la física (Smocovitis 1992).

La síntesis moderna, involucró una integración entre la genética y la teoría de la selección natural, la cual puede ser interpretada como la unión de la base material de la evolución (el gen), con la causa mecánica del cambio evolutivo (selección), para hacer una ciencia mecanicista y materialista (Smocovitis, 1992; p. 24).

Así, desde la síntesis moderna, la biología evolutiva entró en el marco positivista que se promovía desde la filosofía de la ciencia. Sin embargo, como se mostró en el capítulo 1, las tensiones metodológicas por explicar las causas de los diversos fenómenos biológicos persistieron en varias áreas de la investigación biológica, intensificándose nuevamente en la década de 1950, cuando ahora el centro de atención científica se volcó hacia actividades como la biología molecular (Smocovitis, 1992; Beatty 1994). Esto provocó que se siguiese debatiendo el valor explicativo ofrecido desde los campos más clásicos de la biología.

2.4 La expansión de las prácticas experimentales en la biología: el rezago de las disciplinas naturalistas

De acuerdo con el biólogo estadounidense Edward Osborne Wilson (1994), durante las décadas de 1950 y 1960 la concepción físico-química de la biología molecular²⁴ comenzó a expandirse en el terreno de las ciencias biológicas. Para reflejar lo anterior, él expone la llegada del biólogo molecular estadounidense James Dewey Watson en 1956 a Harvard. Wilson relata que Watson se presentó con la firme convicción de que la ciencia debía precisar una dirección con base en el estudio de las moléculas y células, reescribiéndose con el lenguaje de la física y la química²⁵. En este pasaje,

²⁴ Janovy (1973) invita a reflexionar la histórica participación de las ciencias físicas y matemáticas en la biología, la cual hizo posible el nacimiento de disciplinas como la biología molecular; campo que sin duda, para Janovy fue popularizado por la devastadora imagen de J.D. Watson con el descubrimiento de la estructura del DNA.

²⁵ Ante la embestida de la biología molecular, E. O. Wilson compuso a manera de broma, su "Glossary of Phrases in Molecular Biology" (Wilson, 1994; p.229) donde *Biología clásica* es la parte de la biología que aún no se ha podido explicar en términos de la física y la química y *Descubrimiento brillante* es un resultado publicable por parte de la corriente de moda de la biología.

Wilson resalta de J. D. Watson su actitud despectiva hacia la biología clásica²⁶, ya que éste último se refería a ella como un área infestada de coleccionistas de estampillas, por lo que Watson utilizó su fuerte reputación –ganada por su participación en el descubrimiento de la estructura del DNA– para influir en distintas universidades y departamentos de ciencias en Estados Unidos. Watson –describe Wilson– se valió de su creciente posición como investigador para repercutir en las decisiones del departamento de biología de Harvard, donde se apoyaba en investigadores moleculares y bioquímicos como John Edsall, Matthew Meselson, Paul Levine y George Wald que asumía una postura rígida al afirmar que “sólo hay una biología, y es la biología molecular” (Wilson, 1994; p. 222). Incluso, entre los círculos de científicos estadounidenses proliferó un ambiente que engrandecía los métodos experimentales de las ciencias físicas y químicas, restándole importancia a las prácticas naturalistas. Gould (1994) manifiesta que incluso, la palabra “naturalista” se pronunciaba con desprecio, puesto que a muchos les parecía un antónimo de “científico” (Gould, 1994; p. 32). Esta situación en la que se desvalorizaron las prácticas de las disciplinas naturalistas, influyó fuertemente sobre la percepción de los biólogos de la década de 1950; década que vio el nacimiento de discursos cotidianos que involucraban llamar “nueva biología” a los avances espectaculares de la bioquímica²⁷ y la biología molecular, donde lo “nuevo” implicaba una concepción que tenía que ver con mejores ideas, teorías y generación de conocimiento (Sokal, 1970).

Este entorno científico, en el que las prácticas naturalistas se veían ensombrecidas por las nuevas técnicas moleculares, también afectó la distribución de recursos económicos a proyectos de investigación realizados a partir de la historia natural. Beatty (1994) lo ejemplifica con la situación que vivieron los arquitectos de la síntesis moderna Ernst Mayr, Theodosius Dobzhansky y George G. Simpson, quienes durante la década de 1950 se

²⁶E. O. Wilson la señala como: la biología que no puede ser explicada en términos físico-químicos o moleculares.

²⁷Los efectos de la utilización de las ciencias matemáticas, físicas y químicas por los biólogos fueron demasiado evidentes, (Janovy 1973) por ejemplo, en una edición de la *Experimental Cell Research*, de sus 38 artículos que regularmente publica, 24 trataron de ácidos nucleicos y/o síntesis de proteínas, 6 de acción química o de la acción de varios compuestos, tres con ultraestructura, y uno de electrofisiología. Sólo cuatro de los 38 podrían ser considerados dentro de la biología “clásica”, sin embargo, las líneas de los cuatro artículos de investigación conducen directamente para el estudio de las reacciones en la ultraestructura.

reunieron en varias ocasiones con William Loomis y Warren Weaver de la Fundación Rockefeller. Weaver utilizó su influencia para tratar de reformar la biología a través de la aplicación de técnicas de físicas y químicas y el apoyo que destinó a ciertos investigadores (muchos de ellos físicos que se ocupaban de problemas biológicos) fue instrumental en la consolidación de la biología molecular (Kay, 1993). Mayr, Dobzhansky y Simpson intentaron persuadir a Loomis y Weaver para que la Fundación Rockefeller se comprometiera a otorgar un mayor apoyo a la biología evolutiva y a lo que ellos tres llamaron *la nueva sistemática*, pero no tuvieron éxito (Beatty, 1994).

El dominio de la biología molecular y las prácticas experimentales de la década de 1950 y parte de 1960 fue alarmante para Mayr, o al menos así lo refleja en su publicación en 1963 *The New versus the Classical in Science* (Lo nuevo frente a lo clásico en ciencia), en la cual expone su evidente preocupación respecto a la ciencia que se desarrollaba en Estados Unidos. Él describe que en algunas disciplinas de la biología existe una confrontación entre las nociones de “anticuado”²⁸ o “cosa del pasado”, y la palabra “nuevo”²⁹, que ha adquirido el significado de “mejor” (p. 765). Para Mayr esta terminología tiene consecuencias sobre la manera en las que se considera que avanza la ciencia: “cada vez que hay un nuevo avance, los científicos tienden a abandonar las zonas anteriormente activas, lo que causa pérdidas irreparables a la ciencia” (Mayr, 1963, p. 765). Esta cuestión dentro de la actividad científica se agudiza aún más, cuando Mayr expresa la participación de los agentes institucionales como fundaciones y administradores de los departamentos de ciencias que justifican su actitud despectiva hacia algunas disciplinas de la biología con el fomento del aprovechamiento de los avances dentro de la ciencia. Lo que trae en consecuencia que se descuide gravemente las áreas clásicas de estudio.

Ante tales posturas que ponían en peligro las labores investigativas de los naturalistas, y la reducción de la biología a una práctica realizada en términos de la física y la química Mayr comenzó a construir una filosofía de la biología que como veremos a continuación, tuvo el propósito de reorientar la filosofía de

²⁸ Refiriéndose a las prácticas naturalistas.

²⁹ Hace alusión a las investigaciones en el campo de la biología experimental.

la biología; distinguiéndola de los marcos teóricos impulsados por los positivistas y al mismo tiempo, desde su filosofía de la biología, tratar de hacer ver cuán valiosas son las explicaciones ofrecidas por las disciplinas de estudio que se estaban descuidando. Así, veremos que la propuesta teórica de causas próximas y causas últimas que sugirió Mayr en 1961 fue una manera de cuestionar la influencia de la actividad arrasadora de la biología molecular que en los espacios académicos y de investigación estaba desplazando las actividades que llevaban a cabo los biólogos con una tradición en las prácticas naturalistas. Esta publicación consistió en el planteamiento de un estudio de la causalidad. En ella, Mayr sostiene que la causalidad en biología es distinta a la causalidad utilizada de manera tradicional por los físicos y químicos. El problema de la causalidad en filosofía de la ciencia, señala Mayr (1961) ha sido un tema que ha generado grandes discusiones. Por lo que él en su artículo *Cause and Effect in Biology*, pondrá la antesala reflexiva respecto a los criterios que los biólogos deben tomar en cuenta al momento de tratar de articular una explicación de las causas de los fenómenos en el mundo orgánico. No obstante, anticipamos al lector(a) que la propuesta teórica de Mayr que se mostrará a continuación también es un centro de discusión en el que giran discusiones contemporáneas. Ya que como se verá en el capítulo 3, para algunos autores la distinción entre causas próximas y últimas no refleja las aproximaciones necesarias para describir la complejidad del mundo vivo.

2.5 *Cause and Effect in Biology*: una defensa autonomista y anti-reduccionista de la biología

El interés por la filosofía de la biología se incrementó en Mayr durante la década de 1950 –después de que él se uniera al personal del Museo de Zoología Comparada de Harvard– cuando se ocupó cada vez más de los problemas generales de la biología evolutiva (Haffer, 2007); en un momento en que la biología molecular desplazaba a la biología organísmica. Ante dicha situación Mayr aprovechó su calidad como investigador y portavoz de la sistemática y la biología evolutiva en los Estados Unidos –sobre todo después de haber asumido el cargo de director del Museo de Zoología Comparada en

1961– para poder construir críticas en torno a la situación desequilibrada³⁰ que se daba en el desarrollo de la ciencia estadounidense (Beatty, 1994; Haffer, 2007).

Para él fue menester poner sobre la mesa la discusión de la biología dentro de la filosofía de la ciencia:

“Los filósofos de la ciencia han afirmado que la posición de la biología entre las ciencias es la cuestión más importante y controvertida de la filosofía de la biología. Algunos autores consideran a la biología como una "provincia" de la física, es decir, que los fenómenos biológicos se pueden reducir a la física; otros defienden la autonomía de la biología; mientras que otros han decidido que la biología carece del rigor que justifique ser considerada una ciencia genuina” (Mayr, 1996; p. 97).

Mayr, a través de la filosofía de la biología discutirá la importancia de las prácticas naturalistas en la conformación de la identidad y autonomía disciplinar de la biología. Ya que como lo mostramos anteriormente, para él hay niveles de organización dentro del complejo mundo de los seres vivos que no pueden ser explicados únicamente con la actividad experimental. Así, su publicación *Cause and Effect in Biology* de 1961 fue un parte aguas que sirvió para reconocer que a partir de tomar en cuenta la existencia de dos grandes campos que albergan la gran variedad de disciplinas biológicas, se podrá construir también una mejor interpretación de la causalidad en biología, la cual es distinta a la causalidad concebida desde los terrenos de la física o la química:

“La palabra *biología* sugiere una ciencia uniforme y unificada. Sin embargo, estudios recientes han hecho cada vez más claro que la biología es un área muy compleja, y que la palabra biología es una etiqueta para dos campos muy separados que difieren enormemente en metodología, *Fragestellung*³¹, y conceptos básicos. Tan pronto como uno va más allá de la pura descripción estructural de la biología, uno se encuentra con dos áreas muy diferentes, que pueden ser llamadas biología funcional y biología evolutiva” (Mayr, 1961, p. 1501).

³⁰ Por ejemplo, Mayr criticó el hecho de que de 8 profesores jubilados de la universidad de Harvard, 7 se reemplazaron con biólogos moleculares (Haffer, 2007).

³¹ La traducción de alemán a español es: Preguntas o planteamientos.

La *biología funcional*, que “se encuentra relacionada con la función e interacción de los elementos estructurales de un organismo” (p. 1502). Se caracteriza por un enfoque físico-químico que estudia las *causas próximas* de los fenómenos biológicos, donde “el método experimental es esencialmente el mismo que el utilizado en ciencias como la física y la química” (p. 1502). Para este campo, Mayr reconoce que si se aísla suficiente el fenómeno estudiado de las complejidades del organismo, se pueden alcanzar los términos de un experimento de física o de química. Y resalta que aunque se trata de una aproximación a la vez simplista, es absolutamente necesaria para el biólogo funcional.

Por otra parte la *biología evolutiva*, que se relaciona con la historia del organismo, es decir, con sus *causas últimas*. Responde a la interrogante básica “¿por qué?”(p. 1502). Mayr en este campo hace hincapié en que cada organismo, como individuo y como miembro de una especie, es el producto de una larga historia; por lo que sugiere que:

“Un físico maduro que se encuentra por primera vez con los problemas de la biología, seguramente se verá confundido por la circunstancia de que no existen fenómenos absolutos en biología. Todo está ligado al tiempo y al espacio. El animal o planta o microorganismo con el que trabaja no es más que un eslabón en la cadena evolucionista de cambio de formas, y ninguno de esos eslabones tiene una validez permanente” (Mayr, 1961; p. 1502).

Es en este campo que la principal preocupación del biólogo evolutivo es reconocer las fuerzas que han producido la diversidad de la fauna y la flora, haciendo de esto un problema central para el biólogo evolutivo. Por lo que las diferencias sustanciales de los campos residen en que:

[L]as causas próximas (estudiadas por los biólogos funcionales) gobiernan las respuestas de los individuos (y sus órganos) a factores inmediatos de su entorno, mientras que las causas últimas (estudiadas por los biólogos evolutivos) son las responsables de la evolución del programa de información contenido en el DNA, con el

cual están dotados todos los individuos de todas las especies (Mayr, 1961; p. 1503).

Para Mayr, discernir la metodología así como a las preguntas que respectivamente responden estos dos campos en la biología es una cuestión muy importante:

[P]ara el investigador lógico tales diferencias no tienen mucha importancia. Sin embargo, el biólogo sabe que ha habido muchas discusiones acaloradas acerca de la causa de un cierto fenómeno biológico que podrían haberse evitado si los dos oponentes se hubieran dado cuenta que uno de ellos estaba interesado en las causas próximas y el otro en las causas últimas (Mayr, 1961, p. 1503).

Lo anterior se refleja claramente en el primer capítulo, ya que en la migración aviar se deja entrever que la forma unitaria por explicar dicho fenómeno en las aves provocó discusiones que sin duda para Mayr se pudieron haber evitado si los investigadores hubiesen tomado en cuenta la dualidad de causas. Si bien, Mayr reconoce que la biología funcional que trata las causas próximas es la que tiene sus aproximaciones con la causalidad clásica de la física mecánica; también distingue que las causas últimas de la biología evolutiva carecen del valor predictivo que sí tienen las causas de los procesos físicos –el valor predictivo también la pueden tener la biología de causas próximas–. Lo anterior lo ejemplifica con la teoría de la selección natural; la cual, aunque puede describir y explicar fenómenos con una exactitud considerable, no puede hacer predicciones confiables (Mayr, 1961). Acentuando esta dificultad predictiva, Mayr considera que “la validez de las predicciones en los fenómenos biológicos casi siempre es estadística” (Mayr, 1961, p. 1505).

Una cuestión más que Mayr señala al momento de hablar de causalidad es el problema de la teleología, ya que él trata de anticipar las discusiones suscitadas respecto a la confusión que puede generar la relación entre causas últimas y las causas finales de Aristóteles. Mayr (1961) interpreta éstas como las causas “basadas en el desarrollo ordenado y determinista del individuo desde su estado de huevo hasta el estado “final” de adulto” (Mayr, 1961, p.

1503). Sin embargo, Mayr desde su postura como biólogo evolutivo considera que es problemático recurrir a la “teleología”³², ya que si bien las explicaciones por causas finales, o teleológicas, pueden emplearse para entender cómo ocurre la “programación” genética durante el desarrollo de un individuo, el introducir dichas explicaciones al análisis de las causas del campo de la biología evolutiva ciertamente orilla a un conflicto pues como lo señala Mayr: “si un organismo está bien adaptado, si muestra una adecuación superior, no es debido a ningún propósito de sus antepasados o a algún agente exterior como la “Naturaleza” o “Dios” que creó un diseño o plan superior” (Mayr, 1961, p. 1504). En consecuencia Mayr puntualiza que lo más adecuado para las explicaciones causales en biología es utilizar la *teleonomía*³³, entendida como el proceso o comportamiento que debe su direccionalidad a la operación de un programa³⁴. Un sistema biológico puede tener un propósito pero no necesariamente ser teleológico o estar dirigido a un fin (Barahona, 2004).

Lo anterior podemos interpretarlo como una contribución que Mayr realiza a la filosofía de la ciencia a partir de la filosofía de la biología, concluyendo en su publicación en 1961 que: 1) la ciencia no es homogénea como lo hacen suponer la filosofía de la ciencia basada en la física; 2) la causalidad mecánica de la física es distinta a la causalidad biológica; 3) la causalidad en sistemas orgánicos no es predictiva (exceptuando los procesos netamente físico-químicos); 4) a excepción de los fenómenos más simples, en la biología se necesitan de los dos tipos de causas; 5) La existencia de programas genéticos permiten una direccionalidad teleonómica.

En la propuesta de Mayr (1961), es precisamente la *dualidad de causas* lo que va a diferenciar a la biología de la física o de la química:

La biología de causas próximas puede de hecho, en gran medida, reducirse a la química y la física. Sin embargo, nada en el terreno de la física y la química es equivalente a las causas evolutivas [últimas] (Mayr, 1996; p. 104).

³² Mayr abandona el concepto de teleología y pretende rescatar, por medio del uso de la terminología, los aspectos que le parecen relevantes para la biología.

³³ Término ideado por el biólogo molecular francés Jacques-Lucien Monod, quien lo expone en su libro *El azar y la necesidad* en 1970.

³⁴ Para Mayr el programa genético es el principal agente causal del carácter teleonómico del proceso.

Para Mayr el estudio de los componentes históricos –es decir, los estudios que se ocupan de las causas últimas– debe siempre tener un lugar legítimo en las ciencias biológicas, tan auténtico como el estudio de las causas próximas.

2.6 Conclusión

La defensa que hace Ernst Mayr a través de su publicación *Cause and Effect in Biology* de la distinción entre causas próximas y causas últimas, se considera que una contribución clásica a la filosofía de la biología (Beatty, 1994). En dicho artículo, Mayr persigue claramente el objetivo de reorientar la filosofía de la biología que recibía críticas metodológicas por parte de los positivistas lógicos que tomaban como ejemplo la actividad científica de la física. Mayr se valió de su papel como portavoz de la biología evolutiva desde la que estructuró su propia filosofía de la biología (Beatty, 1994; Smocovitis, 1992). Resaltamos que para Mayr es menester reconocer que no puede haber una filosofía unitaria de la ciencia, ya que la ciencia alberga una multiplicidad de prácticas.

Mayr recurre a las explicaciones por causas últimas como un antídoto a la reducción de la biología a la biología molecular, y finalmente a la química y la física. Desde su pensamiento holístico, todos los fenómenos y procesos biológicos están controlados tanto por las causas próximas como por las causas últimas, lo que es muestra de que Mayr no buscaba posicionar un enfoque sobre otro. Al contrario, indagó en el reconocimiento de la necesidad que representa tener los dos campos de la biología para poder trazar explicaciones pertinentes al mundo de lo viviente (Mayr, 1961; 1996.).

Su formación como ornitólogo, sistemático y biólogo evolutivo le permitió ejemplificar su propuesta de la dualidad de causas a través del fenómeno de la migración aviar; posteriormente, a través de la sistemática, realizó aportaciones a la segunda fase de la conformación de la síntesis moderna y eso, en conjunción con su conocimiento evolutivo, le permitió formular su propio argumento filosófico acerca de la biología como disciplina y el lugar que ocupa respecto de otras ciencias.

Capítulo 3

De críticas, precisiones y reemplazos a la distinción entre biología de causas próximas y biología de causas últimas

3.1 La distinción entre causas próximas y causas últimas de 1961: un breve recordatorio

La distinción entre causas próximas y causas últimas que Mayr logró culminar en noviembre de 1961 a través de su artículo publicado en la revista *Science: Cause and Effect in Biology*, fue una gran influencia tanto para filósofos de la biología como para biólogos contemporáneos, quienes se han servido de esta herramienta conceptual para discernir los campos de investigación que dentro de la biología pueden ayudar a develar las causas de los fenómenos biológicos por las que ellos estén interesados (Francis, 1990; Beatty, 1994; West-Eberhard, 2003; Ariew, 2003; Amundson, 2005; Laland, Sterelny, Odling-Smee, Hoppitt, & Uller, 2011; Sterelny, 2012; Watt, 2013; Laland, Odling-Smee, Hoppitt, & Uller, 2013; Dikins & Barton, 2013; Caponi, 2008; Caponi, 2012; Watt, 2013; Gardner, 2013; Martínez, 2013; Calcott, 2013; Haig, 2013). En ese artículo Mayr argumentó que dentro de la biología existen dos grandes campos: la *biología funcional*, ocupada de estudiar las causas próximas y la *biología evolutiva*, encargada de estudiar las causas últimas.

Con base en su formación inicial como ornitólogo, Mayr utilizó el fenómeno de la migración aviar para ilustrar su distinción entre causas próximas y causas últimas (Haffer, 2007). Así, mostró que para entender la migración aviar era necesario contemplar estas dos tipos de causas, en las que existían 1) dos causas últimas: una ecológica y otra genética y 2) dos causas próximas: una intrínseca y otra extrínseca³⁵. De este modo, Mayr arguyó que las causas próximas y las causas últimas resultan innegablemente complementarias para poder dar una explicación adecuada no sólo del fenómeno de migración aviar, sino de cualquier fenómeno biológico.

³⁵Para más información véase las páginas 16 y 17 del capítulo 1 de este trabajo.

Mayr estaba muy consciente que para explicar distintos fenómenos en los seres vivos existían diferentes perspectivas de análisis –ejemplificadas en el primer capítulo de este trabajo a través de la migración aviar– que trataban de posicionar sus interpretaciones respecto a cómo se debía analizar la migración aviar, ocasionando debates acalorados y estériles, puesto que para Mayr, los científicos no fueron capaces de discernir los niveles causales de investigación a los que propiamente se referían.

Sin embargo, señalan Laland *et al.* (2011): “lo que hace irónico a esta distinción causal, es que ahora ella sea el centro de alguna de las más feroces discusiones de la biología contemporánea” (p. 1512).

El objetivo de este tercer capítulo es mostrar las críticas más persistentes hacia la distinción causal que Mayr publicó en 1961. Posteriormente trazaremos algunos de los argumentos que principalmente realiza el filósofo de la biología Gustavo Andrés Caponi (2008 & 2012) en defensa de la distinción próximo/último.

3.2 Críticas a la distinción entre causas próximas y causas últimas

Si bien, como se mencionó en la sección anterior, la distinción entre causas próximas y últimas además de ser una gran influencia para biólogos y filósofos de la biología, también contribuyó a alejar la filosofía de la biología de una filosofía de la ciencia que estaba sesgada hacia las ciencias físicas (Beatty, 1994). A pesar de su gran impacto la distinción próximo/último actualmente ha sido objeto de debate para varios investigadores quienes articulan sus críticas hacia la distinción desde distintos fenómenos biológicos, como los procesos ontogenéticos (West-Eberhard, 2003; Amundson, 2005), la construcción de nicho (Laland *et al.*, 2011 & 2013; Watt, 2013), la selección natural (Martínez y Moya, 2009; Martínez 2011); y hasta cuestiones que no son únicamente estudiadas por la biología, como la evolución de la cooperación humana (Laland *et al.*, 2011; Sterelny 2012) y la evolución cultural (Laland *et al.*, 2011 & 2013). De acuerdo a autores como la bióloga teórica Mary Jane West-Eberhard, el filósofo de la ciencia Ronald Amundson, el etólogo y biólogo evolutivo Kevin Neville Laland, el filósofo de la ciencia Kim Sterelny, el

antropólogo evolutivo John Odling-Smee, el zoólogo y etólogo William Hoppitt, el ecólogo evolutivo Tobias Uller, el biólogo evolutivo del desarrollo Ward B. Watt, y el filósofo de la ciencia Maximiliano Martínez Bohórquez, las explicaciones generadas desde estos procesos biológicos no puede ser sencillamente interpretadas a través de una herramienta epistemológica como la distinción próximo/último. Veamos entonces, cuáles son las dificultades que se le reconocen a la propuesta de Mayr (1961).

3.2.1 ¿Existen dos tipos de causas en biología?: La crítica de la (no) correspondencia ontológica entre causas y procesos biológicos

Como vimos anteriormente, Mayr (1961) enfatiza que el biólogo funcional estudia las causas próximas con aproximaciones parecidas a la física y la química, mientras que el biólogo evolutivo estudia las causas últimas, es decir, las razones históricas y selectivas que originaron que un organismo posea 'x' característica en lugar de otra. Esta división causal, argumenta Martínez (2013), si bien puede ser interpretada como una simple separación en la que participan dos tipos de explicaciones distintas, con un gran valor heurístico y epistemológico, también acarrea el siguiente compromiso ontológico:

[I]mplica que en el mundo hay dos clases de causas que producen diferentes clases de efectos. La dicotomía de Mayr separa la naturaleza de los procesos fisiológicos (*próximos*) de la de los filogenéticos (*últimos*); su operación, mecanismos y consecuencias biológicas son independientes (Martínez, 2013, p. 135; las cursivas son mías).

Esta separación de los procesos fisiológicos de los procesos filogenéticos representa una concepción unidireccional de las causas en biología que no permite dilucidar cómo es que los procesos próximos influyen en los últimos y viceversa. Mayr (1961) refiere:

Es evidente que a los biólogos funcionales les concierne analizar las causas próximas, mientras que a los biólogos evolutivos les interesa el análisis de las causas últimas. Esto sucede con casi todos los

fenómenos biológicos que queramos estudiar. Siempre hay un grupo de causas próximas y un grupo de causas últimas; ambos tienen que ser explicados e interpretados para comprender completamente un fenómeno dado (p. 1503).

Mayr entonces, da a entender que en la biología –de manera irremediable– hay dos tipos de causas que se estudian por separado, desde sus respectivos campos. Pero sobre todo, aunque *prima facie* toma en cuenta que ambos tipos de causas deben explicarse para entender cabalmente un fenómeno biológico, parece que él únicamente admite una complementación de estudios. Desconoce –o al menos no hace explícito– que entre los procesos próximos y últimos existe una correlación, lo cual, como señala Martínez (2013), fomenta una posición en la que las causas próximas y últimas tienen mecanismos y consecuencias independientes. ¿Pero cómo podemos saber si la distinción causal tiene o no correspondencia ontológica, es decir, si la naturaleza de los fenómenos biológicos se refleja en los dos tipos de causas que propuso Mayr? Para responder a esta pregunta nos serviremos de un ejemplo que Laland *et al.* (2011) plantean desde la selección intersexual:

Quando un rasgo evoluciona a través de la selección intersexual, la fuente de selección es en sí misma un carácter evolutivo. La cola de los pavorrales machos evoluciona a través de las preferencias de apareamiento de los pavorrales hembras, y esas preferencias coevolucionan con el rasgo masculino. La explicación última para el rasgo masculino es la existencia previa de la preferencia de la hembra, mientras que la explicación próxima se manifiesta en las decisiones de elección de pareja masculina, en forma de tendencias heredadas y modificadas por la experiencia durante todo el desarrollo. Del mismo modo, la explicación última de las preferencias de apareamiento de los pavorrales hembras es la existencia previa de la variación asociada con el *fitness* (Laland *et al.*, 2011, p. 1512).

Este ejemplo es una muestra de que la distinción próximo/último no se corresponde con el modo en que las causas operan en un fenómeno biológico: la evolución de la cola de los pavorrales machos (una cuestión última) se

determina a través de las preferencias de apareamiento que tienen los pavorrales hembras (una cuestión próxima). Ahora, si lo vemos desde otra perspectiva, la historia evolutiva del por qué los pavorrales hembras tienen preferencias sexuales por 'x' característica (una cuestión última), se define apelando a que los pavorrales machos previamente tengan determinado fenotipo que pueda ser elegido por las hembras (una cuestión próxima). Este ejemplo nos muestra entonces, que las causas próximas y últimas no sólo son diferentes tipos causales que se estudian de manera independiente para luego complementarse, sino que hay una relación tan estrecha entre ellas que remiten a una co-determinación.

La co-determinación entre causas próximas y últimas nos lleva a pensar que en el mundo orgánico no hay dos clases de causas independientes. Más bien, en los fenómenos biológicos las causas de tipo próximo determinan las causas de tipo último y viceversa, trayendo como consecuencia la formación de un bucle retroalimentativo³⁶ (Laland et al., 2011 & 2013; Watt, 2013; Dickins y Barton, 2013). Separar la ontología causal en dos tipos de causas independientes como lo hizo Mayr (1961), no corresponde a lo que ocurre en los seres vivos (West-Eberhard, 2003; Amundson, 2005; Martínez, 2013).

Pensar que los fenómenos biológicos se encuentran profundamente divididos por dos tipos de causas independientes ha orillado a autores como West-Eberhard (2003) y Amundson (2005) a considerar que la distinción próximo/último es una barrera conceptual para la integración de distintos estudios, como por ejemplo, la biología del desarrollo con la evolución. De acuerdo con ambos autores a partir de la década de 1970 los procesos de la biología del desarrollo³⁷ se clasificaron dentro de la biología de causas

³⁶Un bucle retroalimentativo, podemos considerarlo como un proceso recursivo en el que, como señala Martínez (2013), existen procesos causales que se van co-determinando entre diferentes entidades.

³⁷De acuerdo con Amundson (2005) la biología del desarrollo se descuidó durante los estudios evolutivos que se impulsaron desde la síntesis moderna debido a que los trabajos de T. H. Morgan segregaron la concepción de la herencia de los fenómenos del desarrollo. Como consecuencia los genetistas profundizaron sus estudios entre la correspondencia de los genes y los caracteres adultos, más no explicaban el origen de los caracteres en el desarrollo. De este modo, Ochoa (2014, en revisión) relata que "se generó una concepción de la herencia lineal, ya que no se recurría a la función del gen durante la ontogenia, sino sólo se relacionaba el gen con el carácter fenotípico del adulto; por tanto, los cambios en los genes se medían mediante los cambios en el fenotipo adulto: la herencia se pensó como cambios en los genes y no cambios en el desarrollo" (p. 260).

próximas, lo que trajo como consecuencia que dichos procesos se consideraran irrelevantes para las explicaciones últimas o evolutivas:

La distinción próximo/último ha dado lugar a una nueva confusión, es decir, a una creencia de que la variación fenotípica de causas próximas nada tiene que ver con las causas últimas [...] han sido décadas de oportunidades perdidas para entender cómo las propiedades universales del desarrollo de los fenotipos, como la plasticidad y la modularidad, afectan totalmente a los fenómenos que son de interés para los biólogos evolutivos³⁸ (West-Eberhard, 2003, p. 11).

Lo expresado por West-Eberhard concuerda con lo que dicen otros autores revisados anteriormente. Para Mayr las causas próximas y últimas son complementarias, pero no llegan a formar un bucle de retroalimentación causal en el que los procesos próximos son influidos por los procesos últimos y viceversa. De este modo, el biólogo evolutivo que se ocupa de investigar las causas últimas puede prescindir –al menos momentáneamente– de las explicaciones ofrecidas por el biólogo funcional encargado de indagar las causas próximas.

Amundson añade otra crítica a la de la falta de correspondencia ontológica entre causas y fenómenos biológicos centrándose en el uso heurístico que se le ha dado a la distinción mayriana:

Lo que luce como el mismo hecho puede tener una explicación próxima o una última. Reconocer la diferencia entre estos dos tipos de explicación puede ayudarnos a evitar controversias innecesarias. Ese es el lado positivo de la distinción próximo-último. El lado negativo es que la aplicación de la distinción puede ser tan sesgada como cualquier otra cuestión de retórica científica. ¿Por qué la distinción es binaria? ¿No podría el contraste más bien ser un asunto de grado, con la ontogenia concebida como una etapa intermedia

³⁸La preocupación de West-Eberhard, además de incluir una inquietud respecto a la relevancia del desarrollo (que según Mayr se ocupa de las causas próximas) en las explicaciones evolutivas, también hace notar que los estudios de dichos procesos fueron desplazados de manera significativa de las agendas investigativas de la evolución.

entre la selección ancestral y un rasgo adulto? [...] ¿Por qué no concebir a la ontogenia como un punto intermedio en la escala próximo-último? (Amundson, 2005, p. 204).

Suponer que la ontogenia podría situarse en un punto intermedio de la distinción próximo/último nos llevaría a considerar que efectivamente, en la naturaleza hay procesos que no remiten necesaria y directamente a alguno de los dos tipos de causas mayrianas. Esto nos permite entender que:

[E]l mundo biológico no está profundamente dividido en dos clases de causas irreconciliables (con sus explicaciones respectivas). Por el contrario, la causalidad biológica en la generación, desarrollo y evolución de la forma orgánica parece ser un asunto complejo que va mucho más allá de tales idealizaciones. Involucra múltiples entidades y procesos a diversos niveles de organización y a diferentes escalas de tiempo (Martínez, 2013, p. 136).

Recordemos que el ímpetu con el que Mayr propuso su dualidad causal se situó en un momento en que para él fue menester defender los campos tradicionales de la biología de las aproximaciones de la biología molecular (Beatty, 1994). Esto ocasionó que Mayr partiera en dos grandes campos la ontología causal del mundo vivo. Pero la dualidad causal es incapaz de retratar las complejas interacciones causales entre los procesos ontogenéticos y los evolutivos (West-Eberhard, 2003; Amundson, 2005; Laland et al., 2011; Martínez, 2013).

Varias décadas después de la publicación de *Cause and Effect in Biology* (1961), Mayr sigue defendiendo la distinción y parece que sigue sosteniendo que las causas próximas y últimas son independientes:

En los últimos años la distinción entre causas próximas y causas últimas se ha vuelto más clara, y lo que me sorprende es cómo en parte de la literatura actual la distinción aún se ignora o se confunde. Debo haber leído en los últimos dos años cuatro o cinco artículos y un libro sobre el desarrollo y evolución. Ahora, el desarrollo, la decodificación del programa genético, es claramente un asunto de

causas próximas. La evolución, igualmente claro, es un asunto de causas evolutivas. Y sin embargo, en todos esos artículos y en el libro los dos tipos de causalidades estaban irremediablemente mezclados. Todo lo que puedo decir es que espero que llegue el día cuando las personas se den cuenta de que la decodificación de un programa genético es algo muy diferente de la fabricación y el cambio de los programas genéticos que se hacen en la evolución (Mayr, 1994, p. 357).

Que las causas próximas y últimas parezcan *irremediablemente mezcladas* es para Mayr un asunto de error, pues mientras que algunos ven en el desarrollo una cuestión que no encaja en los dos tipos causales próximo/último (como Amundson y West-Eberhard), Mayr al no dar cabida en las explicaciones evolutivas a la influencia que pueden tener los procesos de desarrollo –entendiendo el desarrollo únicamente como la decodificación del programa genético–, provoca que para él sencillamente sigan existiendo dos tipos de causas independientes. En consecuencia, la heurística de Mayr –que consiste en aproximarse al mundo vivo a través dos tipos de causas independientes sin relaciones estrechas– no es consistente con aquellos fenómenos biológicos en los que las causas sí se relacionan, es decir, cuando ‘A’ determina a ‘B’ y ‘B’ determina a ‘A’.

Si nos damos cuenta, los anteriores comentarios provienen principalmente de autores que esgrimen la importancia de los procesos ontogenéticos en la evolución. Y aunque existen procesos como la *construcción de nicho* (véase el apartado 3.4.2) que también ponen en duda la capacidad explicativa de la distinción próximo/último, nos servimos de los argumentos hechos desde la EvoDevo para mostrar: 1) la clara separación que Mayr sugiere entre causas próximas y últimas; donde de acuerdo a él, podemos explicar las causas últimas sin recurrir a las causas próximas, y 2) exponer que realmente hay una interacción estrecha entre los procesos de las causas próximas (procesos ontogenéticos) y las causas últimas (evolución).

En la siguiente sección mostraremos que el fenómeno de la migración aviar elegido por Mayr para ejemplificar su distinción en 1961 fue especialmente apropiado para hacer notar la diferencia entre causas próximas y últimas, pero

probablemente introdujo un sesgo en el pensamiento de Mayr del cual nunca pudo escapar.

3.2.2 La migración aviar: un caso excepcional de causalidad en biología

Habiéndose formado primero como naturalista en Berlín, y más tarde como ornitólogo, Mayr utilizó su conocimiento sobre las aves para estructurar varias de las ideas que influyeron en campos como la sistemática y la evolución (Haffer, 2007). Por eso mismo, no fue nada extraño que Mayr eligiera la migración aviar para explicar una propuesta que influiría en el campo de la filosofía de la biología. Si, como argumentan los autores revisados en la sección anterior, los fenómenos biológicos no poseen dos tipos de causas independientes y bien diferenciadas, tal como sugería Mayr, ¿cómo es que la migración aviar se ajustó tan bien a su propuesta? De acuerdo con Laland *et al.* (2011), el fenómeno de la migración aviar³⁹ fue adecuado por cuatro razones:

1) “La migración es claramente un comportamiento evolucionado, y, porque es costoso evidentemente tiene algunas explicaciones selectivas” (Laland *et al.*, 2011, p. 1512). Un comportamiento evolucionado que de manera clara pueda tener explicaciones selectivas, es un ejemplo adecuado para mostrar lo que indaga el biólogo evolutivo encargado de saber ¿por qué es que algunas especies de aves tienen un determinado programa genético que les permite reaccionar a ‘x’ circunstancias del ambiente y así emprender su recorrido migratorio? Recordemos que para Mayr (1961) el biólogo evolutivo rastrea las “causas que tienen una historia y que han sido incorporadas al sistema a través de muchos miles de generaciones de selección natural” (p. 1503), y la migración es un claro ejemplo de que las presiones selectivas han actuado sobre algunos linajes durante millones de años.

2) “La migración probablemente no es la condición ancestral de vida en las aves, dejando de base explicaciones relativamente inequívocas” (Laland *et al.*, 2011, p. 1512). Es decir, ya que los antepasados de las aves no fueron

³⁹Para Mayr (1982) la migración es un ejemplo claro de que hasta la mejor descripción hecha puramente desde las ciencias físicas resulta ser incompleta para la biología.

migratorios, deja claro que el comportamiento migratorio sí es un comportamiento evolucionado, resultado claro de las presiones de selección natural que actuaron a través de millones de años.

3) “La migración es una respuesta autónoma, independiente de características del ambiente, características que no han cambiado por el hecho de la migración. Para explicar la migración no es necesario, por ejemplo, la relación entre estacionalidad y la inclinación axial de la Tierra” (Laland *et al.*, 2011, p. 15012). El haber recurrido a un ejemplo que no requería explicar cómo un fenómeno biológico puede alterar su entorno fue un asunto que permitió a Mayr no ocuparse de procesos como la construcción de nicho (que detallaremos más adelante), en los cuales necesariamente las causas próximas influyen en las causas últimas y viceversa (Watt, 2013). De esta manera, Mayr pudo sostener que las causas podían mantenerse independientes.

4) “Los investigadores pueden comprender la fisiología de la migración aviar sin entender las presiones de selección que favorecieron las capacidades fisiológicas para que dichos organismos puedan emprender su recorrido migratorio y viceversa” (Laland *et al.*, 2011, p. 1512). Como vimos en el capítulo 1 de este trabajo, diversos investigadores pudieron comprender cuestiones como la relación de la duración de la luz del día (Eifrig, 1924) y la actividad glandular de las aves antes de comenzar su recorrido migratorio (Rowan, 1927), sin tener que recurrir necesariamente a una explicación evolutiva. Asimismo, mencionamos varios autores (Taverner, 1904; Schäfer, 1907) que sugirieron como causa última de la migración la falta recursos alimenticios o la costumbre innata que han adquirido las aves a través de millones de años de selección (Thomson, 1924). Así la causa ecológica y la causa histórica –que Mayr clasificó dentro de las causas últimas–, pudieron ser comprendidas sin que los autores mencionados hayan tenido que recurrir necesariamente al pleno entendimiento de los procesos fisiológicos de las aves. Es decir, que no hubo una complementación de enfoques ni se invocaron ambos tipos de causas (próximas y últimas) en la explicación del fenómeno.

En esta interpretación, donde de manera independiente las causas próximas y últimas pueden determinar el motivo por el que las aves migran, fue

un asunto que se generalizó a todos los fenómenos de la biología, mismo que pasó a ser parte del marco conceptual que –desde la síntesis moderna- se heredó a los investigadores de generación en generación (Laland *et al.*, 2013). Esto trajo la separación de los procesos fisiológicos de los filogenéticos, es decir, que asuntos como la evolución pudieran ser entendidos sin tomar en cuenta procesos como el desarrollo y la influencia de los organismos sobre su entorno selectivo (Laland *et al.*, 2013; Calcott, 2013; Watt, 2013; Martínez, 2013).

Si contrastamos los ejemplos de la migración aviar con la selección intersexual de los pavorreales, la migración obedece a una causalidad unidireccional, es decir, que la selección natural ha sido el único agente causal importante que produjo el comportamiento migratorio en las aves, o dicho de otro modo: 'X' (selección natural) determinó a 'Z' (comportamiento migratorio), sin que 'Z' determine a 'X'. Mientras que la selección intersexual tiene que ver más con una *causalidad recíproca*. Así para Laland *et al.* (2011 & 2013), es más adecuado considerar que la causalidad unidireccional es un caso especial en la biología, y que los fenómenos orgánicos con procesos causales retroalimentativos son mucho más comunes. En este sentido, la distinción propuesta por Mayr sería heurísticamente útil en muy pocos casos.

3.3 Discusiones en torno a la distinción próximo/último

3.3.1 Causalidad última: un término con diferentes interpretaciones

Una de las cuestiones que Laland *et al.* (2013a) señalan de la distinción próximo/último es la ambigüedad que presenta el término *causalidad última*, el cual ha sido objeto de diversas definiciones, provocando que no se llegue a un consenso acerca de lo que caracteriza –o debería caracterizar– a la causalidad última. De acuerdo a David Haig (2013): “¿Qué quiso decir Mayr por causas próximas y últimas y por qué eligió estos términos? Más de una vez, Mayr afirma que las causas próximas son inmediatas mientras que las causas últimas son históricas. Por lo tanto, las causas últimas se presentan temporalmente antes que las causas próximas. Mayr claramente no creía que

las causas evolutivas fueron sin causa previa, así que ¿por qué elegir “última” en lugar de, digamos, “remota”? Esta es la política: las causas inmediatas son más sobresalientes que las causas “remotas”, pero “última” valoriza lo evolutivo sobre lo meramente próximo” (pp. 782-783). A continuación trazamos algunas interpretaciones.

El neurobiólogo Richard C. Francis (1990)⁴⁰ señala que las causas últimas no pueden indagarse a través de investigaciones históricas, ya que a partir de mecanismos próximos como las funciones de los organismos, se pueden desentrañar los enigmas de las causas últimas: “cuando el objetivo es comprender los procesos históricos (diacrónicos), el análisis debe ser mecanicista; cuando el objetivo es analítico, los análisis funcionales son indispensables” (Francis, 1990, p. 412). Francis argumenta que asuntos como el comportamiento de un organismo pueden explicarse desde las estructuras y funciones que posee, sin tener que recurrir a causas últimas. Inclusive para cuestiones evolutivas él señala que: “mientras “x” es la causa próxima de un fenómeno “p”, “y” es su causa última, donde “x” es algún aspecto fisiológico o inmediato del ambiente, y “y” es un agente de selección natural, uno que se ha inferido a partir de un análisis funcional” (p. 401). De acuerdo a Francis, desde la función (causas próximas) se pueden y deben realizar todos los análisis adecuados para cualquier proceso biológico tanto sincrónico como diacrónico. Así, para él: “no hay causas últimas” (Francis, 1990, p. 413).

Por otro lado, autores como el psicólogo evolutivo Tom E. Dickins y el ecólogo del comportamiento Robert A. Barton (2013) sostienen que las causas últimas no son explicaciones históricas, sino más bien que las causas últimas *tienen una historia*, y esta puede ser una historia de selección donde el elemento causal se realiza en términos de “aptitud inclusiva”. Dicho de otro modo, para Dickins y Barton la utilidad de las causas últimas no radica únicamente en mostrar detalladamente una filogenia, capturar la ascendencia de un rasgo en particular o el cambio del fenotipo a través del tiempo; sino que

⁴⁰ Richard C. Francis (1990) relata que recurrió al Nuevo diccionario Internacional de Webster de 1956, para definir los términos próximo-último. En donde encuentra que proximidad es: “cerca, en el tiempo o en el espacio” (p. 401), por lo que señala que una causa próxima es un asunto que está cerca en el tiempo o en el espacio de un evento en cuestión. Mientras que último se puede definir como: “más lejanos; a más distancia en el espacio o tiempo; extremo; final; como el destino último del hombre” (p. 402), esto representa para Francis una complicación para definir el término último.

también debe ser la exposición de la función del ‘¿por qué?’ un rasgo dado es como es. Dickins y Barton subrayan que si las causas últimas sólo consistieran en un relato histórico de la filogenia, sin ninguna referencia a la función o a la forma física, entonces dicha interpretación se tornaría en una “descripción atórica” (Dickins y Barton, 2013, p. 749).

El zoólogo y biólogo evolutivo Andy Gardner (2013) tiene otra opinión respecto a lo que es causa última. Gardner admite que Mayr (1961) le dio un sentido firmemente histórico a las explicaciones últimas, con un marcado análisis de los eventos pasados. Esto hace que Gardner (2013) coincida con el filósofo de la ciencia André Ariew (2003) quien señala que Mayr, al momento de plantear las causas últimas, se encuentra pensando en la biología evolutiva de modo que: 1) la selección natural es la única forma de explicar la diversidad de la naturaleza, por lo tanto “última” se refiere únicamente a la selección natural, 2) las explicaciones últimas son esencialmente históricas y 3) dado que las explicaciones evolutivas son esencialmente históricas no son intencionales, haciendo que Mayr sea restrictivo sobre el dominio de la biología evolutiva, puesto que no proporciona ningún fundamento para que los biólogos evolutivos se formulen preguntas ahistóricas⁴¹ (Ariew, 2003). Gardner difiere de Ariew en que las causas últimas únicamente encuentren su sentido en análisis retrospectivos de la historia, ya que aceptar tal cosa traería como consecuencia que las causas últimas no se pudiesen interpretar a la luz de la lógica adaptativa, la cual, Gardner (2013) subraya, es importante para comprender cómo el fenotipo colabora en la aptitud del organismo.

Para el biólogo evolutivo Ward B. Watt las causas últimas representan la historia evolutiva, la cual, posteriormente se transforma en un mecanismo. Esto es porque Watt considera que la selección natural es impulsada por interacciones genotipo-fenotipo-ambiente (GPE), comenzando con la variación genética que se extiende a través de los efectos de adecuación de la organización viviente que posteriormente modifica su entorno, en la misma escala de tiempo. Así, para Watt la selección natural no es menos “próxima” que los mecanismos fisiológicos sobre los que actúa.

⁴¹ Un ejemplo de esto es el estudio sobre rasgos que están siendo mantenidos por la selección natural. Así como la comprensión de si un rasgo que actualmente se encuentra extendido a través de la población, se debe al resultado de la selección natural o la deriva génica o algunos otros medios evolutivos (Ariew, 2003).

El genetista y biólogo evolutivo David Haig (2013) arguye que la ambigüedad interpretativa de la causalidad última depende de la posición que tome el investigador, ya sea como defensor o crítico de la distinción mayriana, por lo que sugiere que lo mejor para las investigaciones de los procesos biológicos es que la causalidad última –junto con todas sus ambigüedades– sea abandonada.

Si la causalidad última ha presentado tan variadas interpretaciones, se debe a que “Mayr no es particularmente claro” (Haig, 2013, p. 781), o que es “descuidado” (Gardner, 2013, p. 789); el término de causalidad última puede ser caracterizado como la *historia evolutiva* (Ariew, 2003), la *función* (Francis, 1990; Dickins y Barton, 2013), o un *mecanismo* (Watt, 2013).

3.3.2 Distinción próximo/último: la falsa dicotomía

El filósofo de la ciencia Brett Calcott (2013) señala que el artículo *Cause and Effect in Biology* que publicó Mayr en 1961 representa una falsa dicotomía en la biología. De acuerdo con Calcott, reconocer la distinción entre causas próximas y causas últimas no es pertinente para el estudio de los fenómenos orgánicos, ya que sólo preguntarse *¿cómo?* Y *¿por qué?*, sería un asunto demasiado simple que obstruye la posibilidad de formular más preguntas en la biología. Calcott plantea:

¿Cómo sabemos si una cuestión es próxima o última?
¿Simplemente con ver si la pregunta tiene un por qué o un cómo?
Por ejemplo ¿cómo obtuvo Bob la enfermedad de las células falciformes? Bien podría ser una pregunta última y ¿Por qué los geckos no se caen del techo? parece una pregunta próxima (Calcott, 2013, p. 769).

En esta cita de Calcott, podemos ver que no únicamente podríamos basarnos en que si la pregunta a responder tiene un *¿cómo?* O un *¿por qué?* Para clasificar la interrogante dentro de causas próximas o causas últimas. Esto, sugiere Calcott (2013) es porque podemos mirar a las causas próximas y últimas desde dos contrastes totalmente independientes: 1) al que Mayr hace

referencia, que es el marco temporal, es decir, lo sincrónico (próximo) frente a lo diacrónico (último); dicho de otro modo, saber en cómo funciona algo a la vez, o cómo cambia con el tiempo⁴², y 2) si el objetivo de la explicación es a nivel individual (próximo) o a nivel poblacional (último). Asimismo, Calcott (2013) sostiene que de la primera cuestión se desprende la segunda, por lo que podemos obtener dos tipos de preguntas que se ajustan adecuadamente al modelo próximo/último:

- Sincrónico/Individual: ¿Cómo funcionan los individuos en el tiempo? (Próximo)
- Diacrónico/Población: ¿Cómo cambian las poblaciones a través del tiempo? (Último)

Sin embargo, Calcott arguye que existe una pregunta que puede combinarlos marcos: *temporal e individual/poblacional* de manera tal que el modelo próximo/último sea insuficiente. Se puede preguntar sobre el cambio diacrónico en los mecanismos individuales mediante el siguiente enfoque (p. 772):

- Diacrónico/Individual: ¿Cómo cambian los individuos a través del tiempo?

Con esta tercera pregunta, Calcott (2013) señala que se pueden describir las diferencias entre los mecanismos que producen 'x' fenotipo, es decir, explicar las diferencias entre los mecanismos que provocaron las formas de los organismos que existieron en distintos momentos del tiempo (y por lo tanto refieren a un tiempo diacrónico). Asunto que no encaja en ninguna de las categorías de Mayr; ya que de acuerdo a la interpretación de Calcott (2013), las causas próximas explican los mecanismos que se dan a nivel individual, mientras que las causas últimas abrazan explicaciones históricas a nivel poblacional. Por lo consiguiente, la distinción excluye el análisis de los mecanismos que se dan a través de la historia a nivel individual. Sin embargo,

⁴² Mayr utilizó la pregunta última como una cuestión histórica y Laland *et al.* (2011) parecen también aceptarlo. Sin embargo, el uso histórico es confuso. "Yo podría preguntar cómo caminaban los dinosaurios y mientras hablo de dinosaurios, claramente se habla de algo histórico, no obstante, esto parece ser una cuestión próxima" (Calcott, 2013, p. 770).

explican algo importante sobre el cambio en el tiempo, es decir, cómo los cambios en algún mecanismo⁴³ subyacente fueron suficientes para producir algunas diferencias fenotípicas en los organismos.

Así, para Calcott el problema de la distinción de Mayr es que es demasiado simple para explicar la variedad de preguntas que se pueden plantear sobre los fenómenos biológicos. La distinción entre causas próximas y últimas es para este autor una conceptualización falsa que limita el análisis del mundo orgánico, recalando que la dicotomía próximo/último tiene que dejar de verse como “una verdad metafísica irrevocable” (Calcott, 2013, p. 779).

3.4 Causalidad multinivel como marco teórico causal alternativo

Si bien, el objetivo de este capítulo no es posicionar un modelo causal que desplace a la distinción entre causas próximas y causas últimas, consideramos menester esbozar la causalidad multinivel, ya que de acuerdo a autores como Martínez (2013), Martínez y Esposito (2014), desde este modelo causal podemos ver cómo la dualidad próximo/último no alcanza a explicar adecuadamente algunos de los procesos biológicos.

Ante las dificultades que hemos trazado en las secciones anteriores, investigadores como Rasskin-Gutman (2008), West-Eberhard (2003), Amundson (2005), Martínez (2013), Laland y colaboradores (2011; 2013; 2013a), Watt (2013), Martínez y Esposito (2014), sostienen que la biología contemporánea se encuentra en un momento donde los avances en esta ciencia requieren marcos teóricos causales que permitan analizar la multiplicidad de interacciones que existen en los procesos biológicos, a distintos niveles de organización y en diferentes escalas de tiempo. Y precisamente es aquí donde la *causalidad multinivel* es propuesta como modelo adecuado.

⁴³Para Calcott (2013) estas explicaciones no nos dicen los cambios de los que son responsables las fuerzas evolutivas, ni mucho menos incluyen información sobre las poblaciones o los procesos de población. Sin embargo, son más que descripciones sencillas; estas explicaciones esclarecen la manera en cómo los cambios en algún mecanismo de desarrollo pudo producir cambios fenotípicos, i.e. el cambio de la aleta en la extremidad.

De acuerdo a Martínez y Esposito (2014), una de las principales virtudes de la causalidad multinivel es que proporciona un marco flexible para la investigación: “no hay causas principales (evolutivo) ni secundarias (próximo) que puedan ser distinguidas claramente, al menos en principio” (Martínez y Esposito, 2014, p. 5). Asimismo, arguyen que no existe un marco teórico fijo que determine a priori el ‘¿cómo?’ y ‘¿por qué?’. Martínez y Esposito (2014) subrayan que la causalidad multinivel fomenta una concepción pluralista entre disciplinas, bajo el supuesto de que “no hay centros (por ejemplo la selección natural) ni periferias (por ejemplo, EvoDevo) fijos” (p. 5); para ellos, la causalidad multinivel es un concepto descriptivo que denota las complejas relaciones causales que se pueden encontrar en todos los niveles de la organización biológica:

[C]on causalidad multinivel nos referimos a todos los mecanismos de determinación causal y co-determinación (es decir, bucles de retroalimentación), con múltiples direcciones (de abajo hacia arriba y de arriba hacia abajo), que se producen entre las entidades y eventos en diferentes niveles de organización, y que se conectan en diferentes escalas de tiempo (Martínez y Esposito, 2014, p. 5).

Martínez (2013), sostiene que dentro del término ‘*causalidad multinivel*’ (multilevel causation) (Martínez & Moya, 2011), podemos ubicar expresiones como: *causalidad recíproca* (reciprocal causation) (Laland, Sterelny, Odling-Smee, Hoppitt, & Uller, 2011), *causalidad descendente* (downward causation) (El-Hani & Emmeche, 2000) y *causalidad circular* (circular causation) (Soto & Sonnenschein, 2005), *causalidad arriba-abajo* (top-down causation) (Ellis, 2009). Por supuesto, “sin ninguna pretensión de reducir o subsumir una(s) a la(s) otra(s)” (Martínez y Esposito, 2014, p. 5).

A continuación se muestran algunos ejemplos de la causalidad multinivel.

3.4.1 Desarrollo y evolución

La distinción próximo/último además de disociar los estudios de la biología del desarrollo de la evolución, también promueve la concepción de la síntesis moderna, en la que los procesos de desarrollo son únicamente el resultado de los programas genéticos que fueron moldeados por la selección natural (Mayr, 1994; Amundson, 2005; Haig, 2007).

Ahora se sabe que también el desarrollo puede influir de manera importante sobre la estabilidad del cambio de las especies, e incluso en la adaptación de los organismos (Laland *et al.*, 2011). Si bien, aunque la mayoría de los biólogos reconoce la importancia de las restricciones del desarrollo en la evolución, algunos investigadores van más allá defendiendo la idea de que es la labilidad del desarrollo la principal influencia que provoca diferencias en los linajes (Laland *et al.*, 2011 & 2013).

En consecuencia el desarrollo podría tener una importancia mayor que la selección natural para explicar las divergencias de las tasas evolutivas. Si esto es así, Laland *et al.* (2013) concordarían con West-Eberhard (2003), ya que entonces, gran parte del cambio adaptativo en la evolución puede tener origen en las interacciones con las que la plasticidad fenotípica responde a nuevos ambientes, mismas que posteriormente, son afinadas y estabilizadas por los cambios a nivel genético. Esto ocasiona que se tengan que replantear los marcos causales, ya que si anteriormente solo se tenía en cuenta una relación unidireccional en la que la selección natural actuaba sobre la decodificación del programa genético, ahora con los procesos del desarrollo se tiene que mostrar que en realidad hay una compleja red causal entre la genética, el desarrollo y las presiones de selección (Martínez y Esposito, 2014).

3.4.2 Construcción de nicho

La *teoría de construcción de nicho* hace hincapié en cómo los organismos poseen las capacidades de modificar su ambiente, y por tanto, las presiones de selección a las que están sujetos (Watt, 2013). Esta teoría se ha planteado desde un punto de vista en el que existen interacciones causales recíprocas entre factores próximos y últimos (Laland *et al.*, 2011). Así, podemos entender

que a través de la teoría de construcción de nicho se trata de comprender que “los rasgos fenotípicos que alteran el ambiente en la construcción de nichos coevolucionan con los rasgos del ambiente que van siendo modificados por la misma construcción” (Martínez, 2013, p. 148).

Para autores como Watt (2013), la distinción causal de Mayr fomenta el abandono de los mecanismos reales del cambio evolutivo, ya que no se toman en cuenta los mecanismos que existen en las interacciones genotipo-fenotipo-ambiente. Como ejemplo Watt (2013) habla de la intervención que los castores ejercen sobre su entorno al momento de construir una presa o también cuando los microorganismos actúan en sus entornos de maneras favorables a sí mismos, i.e. cuando producen enzimas extracelulares para hidrolizar los recursos alimenticios potencialmente más cercanos, para que puedan ser fácilmente absorbidos (Watt, 2013). Otro ejemplo del cómo los organismos modifican su ambiente es el que señalan Laland *et al.* (2011) con las lombrices de tierra, quienes alteran la estructura química del suelo que habitan, modificando a su vez las presiones selectivas que actúan sobre ellas:

La explicación última del comportamiento de las lombrices para el procesamiento del suelo es la selección natural que se deriva del ambiente del suelo, pero una causa sustancial del ambiente del suelo es la actividad de la construcción de nicho de las generaciones precedentes de lombrices. Los factores últimos no son características autónomas y estables del entorno; ellas incluyen rasgos maleables de los organismos mismos y sus efectos cambiantes sobre el ambiente (Laland *et al.*, 2011, p. 1514).

Esto hace referencia a una causalidad recíproca en donde los factores próximos y últimos interactúan modificándose entre sí. Pero además, es un ejemplo de que la selección natural (causa última, en la terminología de Mayr) que opera sobre las lombrices, no es independiente como en el ejemplo que estableció Mayr (1961) sobre la migración aviar. Para Mayr la selección natural es la única fuerza que guía las adaptaciones de las aves. Pero en el caso de las lombrices, no solamente operan las presiones de selección como agentes independientes, sino que dependerán de las interacciones entre los mecanismos próximos (Watt, 2013). Por ello los bucles retroalimentativos que

se establecen entre los organismos y su ambiente desafían un modelo sencillo de causalidad unidireccional, haciendo que la evolución no sea un proceso conducido desde la mutación y selección de los genes, sino un proceso en el que también participa el nicho ecológico, el cual las generaciones anteriores de los organismos han contribuido a transformar (Martínez y Esposito, 2014).

3.4.3 El rol positivo de la selección natural

De acuerdo a Martínez y Moya (2009 & 2011), con la inclusión de la causalidad multinivel en el entendimiento de la selección natural, es posible comprender cómo ésta puede actuar de manera positiva y creativa en la formación de las estructuras morfológicas de los seres vivos. Los autores sostienen que para esto, la selección natural actúa sobre niveles individuales o poblaciones, los cuales a su vez generan una incidencia causal en la conformación de los niveles moleculares y/o genéticos de la generación siguiente. Es decir, la capacidad de supervivencia y reproducción de los organismos en parte determina las composiciones moleculares y genéticas de la siguiente generación:

Vemos en acción un bucle retroalimentativo causal diacrónico: lo que ocurre a las entidades en los niveles superiores de organización incide causalmente en las entidades de los niveles inferiores de la siguiente generación las cuales, a su turno, construyen las nuevas entidades de niveles superiores, y así sucesivamente (Martínez, 2013, p. 147).

Esto queda mejor representado en la figura 7, en la cual podemos observar que el nivel molecular fue causalmente afectado por el nivel orgánico. De este modo Martínez y Moya (2009 & 2011) relacionan dos aspectos que de acuerdo a Martínez (2013), Mayr (1961) separó casualmente: la estrecha relación de los procesos ontogenéticos con los procesos filogenéticos.

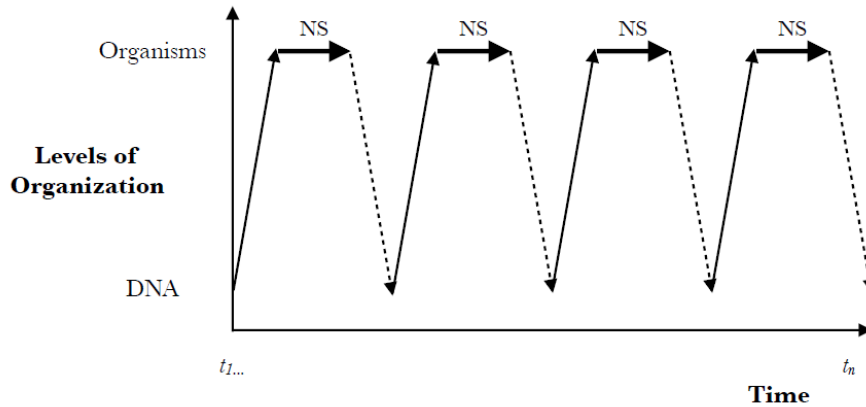


Fig. 7.- Se ilustra una secuencia de varias generaciones de organismos causalmente vinculados a través de la reproducción. Las flechas continuas representan la construcción, dependiendo de la configuración genotípica en un tiempo t_x , de fenotipos particulares, en un proceso típico de causalidad ascendente. Cualquier fenotipo producido, a nivel orgánico, interactúa con otros fenotipos y el medio ambiente (alimentación, apareamiento, etc.), siendo un objeto de la selección natural de acuerdo a la aptitud (flechas horizontales negras). La selección elige qué fenotipos filtrarán sus genes a la generación siguiente (s). Las flechas conformadas por guiones representan esta influencia de la selección, en t_y tiempo, en la disposición del DNA que construirá nuevos fenotipos (Martínez y Moya, 2011, p. 9).

Las condiciones iniciales de cada ciclo de vida se determinan en parte por lo que pasó en la generación anterior. Si se toman en cuenta los tres tipos de flechas como una cadena causal continua, podemos darnos cuenta de que la influencia de cualquier evento pasado sobre los eventos futuros conecta diferentes escalas de tiempo (ontogenéticos y filogenéticos), puesto que todos los mecanismos causales funcionan juntos (Martínez y Esposito, 2014).

Estos ejemplos muestran las críticas más visibles a la distinción próximo/último en la discusión contemporánea. Estos tres apartados de la causalidad multinivel, que se refieren a la influencia del desarrollo en la generación de variación, a la construcción de nicho y al rol positivo de la selección natural, apuntan a la existencia de bucles retroalimentativos entre los procesos que Mayr explicaría por causas próximas o por causas últimas. Es decir, el modelo de causalidad unidireccional que va de una causa 'x' (ya sea próxima o última) a un fenómeno biológico 'y' no se sostiene. Aquí, las dos tipos de causas interactúan de manera muy estrecha.

3.5 Causas próximas y últimas como una herramienta epistemológica

Hasta ahora hemos visto algunas objeciones a la distinción próximo/último. Sin embargo, para autores como el filósofo de la ciencia Gustavo Caponi (2008 y 2012), la distinción causal de Mayr debe mantenerse vigente porque la considera de gran utilidad para comprender el sentido en que los procesos de desarrollo son relevantes para comprender la evolución de los organismos. Para esto, la distinción –dice Caponi– requiere de precisar la diferencia entre agentes ecológicos y evolutivos que Mayr (1961) no logró distinguir al momento de sugerir su propuesta teórica.

3.5.1 Precisión de la causalidad última

Para Caponi (2008) la dificultad de la distinción mayriana no radica en que divide a la biología en dos grandes campos, ni mucho menos en que distingue dos tipos causales; sino más bien en la imprecisión que hizo Mayr (1961) del concepto de *causa última*⁴⁴ la cual identifica con ‘factor ecológico’. Caponi (2008) argumenta que Mayr propuso un término que además de confundir las investigaciones ecológicas con las evolutivas, también provoca dificultad en la comprensión de “cómo factores distintos a la lucha por la existencia, tales como los constreñimientos ontogenéticos, pueden llegar a tener efecto e impacto en la evolución” (Caponi, 2008, p. 123).

Comencemos por recordar el ejemplo de la migración aviar a través del cual Mayr (1961) señala que existen cuatro tipos de causas, dos próximas: la intrínseca y la extrínseca, y dos últimas: la ecológica y la genética. Y es precisamente a través de la causa última-ecológica que Caponi (2008 y 2012) arguye que Mayr (1961) relaciona de manera incorrecta los factores ecológicos y los factores evolutivos. Con referencia a la causa última-ecológica Mayr (1961) sostiene que “el chipe, que es un ave insectívora, debe migrar porque si pasa el invierno en New Hampshire morirá de hambre” (p. 1502).

⁴⁴Gustavo Caponi prefiere el término *causa remota* al de causa última. Sin embargo, en comunicación personal con él, señala que no hay diferencia entre ambos términos (4 de julio de 2014).

Como bien apunta Caponi (2008), nadie puede dudar que durante el invierno el declive poblacional de insectos en New Hampshire pudo haber fungido como una presión de selección responsable de la conformación y consolidación de un rasgo conductual como lo es la ejecución del recorrido migratorio. No obstante, tal suposición ya se invocó a través de la llamada causa genética, donde Mayr subraya que “el chipe en el curso de la historia evolutiva de su especie ha adquirido una constitución genética que la induce a responder apropiadamente a un determinado cambio de estímulos del ambiente” (1961, p. 1502). Así, de acuerdo a Caponi (2012), parece que Mayr sugiere que todo factor ambiental que influye en las actividades vitales de un organismo constituye de manera automática una presión selectiva⁴⁵, lo cual es un error⁴⁶. Dicho de otra manera, es un asunto distinto discernir qué comportamiento o característica anatómica le confiere una ventaja ecológica al organismo, y por otro lado, hacer una inferencia sobre la historia evolutiva de dicho comportamiento o característica anatómica.

Caponi (2008) subraya que para poder pasar de un análisis ecológico a uno evolutivo (de causas últimas), es menester mostrar que 1) existen formas variantes heredables de un rasgo al interior de la población en estudio y 2) mostrar cómo la posesión de una u otra forma de las formas variantes, puede disminuir o incrementar la adecuación de los organismos que poseen dicho rasgo. O dicho con mayor generalidad:

Aunque la eficacia darwiniana de un rasgo dependa siempre de aspectos relativos al ciclo vital de los organismos individuales, ella sólo puede ser registrada considerando una secuencia de generaciones ocurrida al interior de un linaje. Es decir: los

⁴⁵Caponi sostiene que, “al tener como marco de referencia al darwinismo neosintético, [el análisis de Mayr] asumió a la selección natural como un paradigma de toda causalidad evolutiva, y esto lo condujo a prácticamente considerar al concepto de causa remota (causa última) como sinónimo de presión selectiva” (Caponi 2012, p. 96).

⁴⁶Caponi (2008) recalca que la identificación de un aspecto del ambiente que resulta ecológicamente relevante para una población, no implica, *ipso facto*, la identificación de una presión selectiva que pueda considerarse como una causa última de la evolución en curso de dicha población; la identificación del papel o la función biológica de un rasgo, tampoco constituye, por sí misma, ni un análisis de su historia evolutiva ni la identificación de una presión selectiva que esté incidiendo en la evolución de dicha población. Un análisis ecológico, en síntesis, no configura, por sí mismo, un análisis evolutivo y la identificación de la relevancia de un rasgo en la ecología, o en el ciclo vital, de un ser vivo, no es lo mismo que explicar dicho rasgo en términos de causas remotas (p. 132).

incrementos o las disminuciones de la eficacia biológica son fenómenos estrictamente evolutivos, y no sólo ecológicos, que no pueden apuntarse considerando el ciclo de vida de un organismo individual y que sólo pueden ser explicados por causas remotas (últimas) (Caponi, 2008, p. 134).

Esta precisión entre el estudio de lo ecológico y lo evolutivo deja ver que la eficacia biológica al rastrearse desde el interior de un linaje, indica que para poder discernir cómo un factor ecológico⁴⁷ se transforma en una presión de selección, se debe estudiar el impacto de dicho factor desde un nivel irreduciblemente poblacional (mismo que inicia como interacciones ecológicas de los individuos de una población), donde la población tiene una historia, es decir, la población es un linaje (Ariew, 2003; Caponi, 2008).

Esto es importante ya que la estrecha relación que tiene la teoría de la selección natural con la ecología es “isomórfica” (Caponi, 2012, p. 111) con la relación que la biología evolutiva del desarrollo posee con la biología del desarrollo. Es decir, “del mismo modo en que los factores ecológicos solo se transforman en causas últimas cuando son proyectados en el plano evolutivo, los factores ontogenéticos también podrán ser considerados como causas últimas cuando se analiza su impacto evolutivo” (Caponi, 2012, 112).

Esta relación isomórfica que señala Caponi (2012) hace que entonces el desarrollo individual de los organismos, al igual que las exigencias ecológicas a los que están sometidos, sea relevante para el estudio de la evolución⁴⁸. Esto es porque “toda innovación evolutiva posible, toda variación que pueda ofrecerse al escrutinio de la selección natural, tiene que poder corporizarse antes en una alteración ontogenética viable” (Caponi, 2008, p. 135). Dicho de

⁴⁷Por supuesto que las presiones de selección se originan a partir de interacciones ecológicas que se dan a nivel individual. No obstante, se puede decir que un factor ecológico se ha transformado en una presión de selección cuando la interacciones ecológicas modifican la eficacia biológica de un linaje (Caponi, 2008).

⁴⁸Actualmente desde el campo de la eco-evo-devo (biología ecológica y evolutiva del desarrollo) se estudian los efectos de las señales ambientales en la generación de los fenotipos durante el desarrollo de un organismo y, cómo esto a su vez influye sobre el proceso evolutivo de las especies. Donde el ambiente, entendido como un conjunto de agentes bióticos y abióticos que interactúan con los organismos, es una fuente de variación fenotípica.

otra manera, lo evolutivamente probable sólo puede actuar sobre lo ontogenéticamente viable.

No es hasta que reconocemos que los constreñimientos ontogenéticos influyen de manera importante en la evolución produciendo un sesgo en los fenómenos evolutivos (Laland et al., 2008; West-Eberhard, 2003; Amundson, 2005), que podemos decir que constituyen una causa última, es decir, “causas que inciden en la evolución de los linajes y no en el desarrollo de los organismos” (Caponi, 2008, p. 137); dicho de otro modo, los constreñimientos ontogenéticos que influyen en el rumbo de la evolución no sólo hacen referencia al desarrollo de los organismos, sino que aluden a un fenómeno poblacional donde tales constreñimientos influyen en la evolución de los linajes. Como subraya Caponi, “cuando se estudia el impacto evolutivo de un factor ecológico se hace algo más que mera ecología, cuando se estudia el desarrollo para explicar el sesgo en las variantes fenotípicas en un linaje, se apunta a un fenómeno que no es individual, sino más bien a un asunto que es evolutivo” (Caponi 2008 y 2012, p. 138). Así como podemos decir que “la teoría de selección natural conlleva estudiar el cómo las relaciones de los organismos con su ambiente (causa próxima) impactan en la evolución (causa última)” (Caponi, 2008, p. 138), también se puede decir que la biología evolutiva del desarrollo estudia: “cómo el desarrollo (causa próxima) impacta en la evolución (causa última) generando cambio evolutivo y cómo el desarrollo mismo ha evolucionado” (Hall, 1992, p. 2).

Por eso, el argumento de Caponi (2008 y 2012) sugiere que la distinción entre causas próximas y últimas, entendida como la diferencia entre factores que inciden en los estados de los organismos (a nivel individual, causas próximas), y factores que influyen en la evolución de los linajes (en poblaciones con historia, causas últimas), puede y debe ser mantenida para entender que lo que ocurre en el plano evolutivo poblacional no puede tener lugar antes de que suceda en un nivel individual.

3.6 Conclusión

La distinción próximo/último que dio a conocer Mayr en 1961 ha sido un asunto sobre el que gira una serie de discusiones que objetan su alcance para modelar marcos causales que logren explicar los fenómenos biológicos.

Como vimos en este tercer capítulo, la propuesta causal de Mayr abarca distintas críticas como: 1) su no correspondencia ontológica causal, que ocasiona concebir que la biología puede ser estudiada desde dos tipos de causas independientes, ignorando así las interacciones entre los procesos por causas próximas y los procesos por causas últimas; 2) la limitación de la causalidad unidireccional que plasmó Mayr a través de la migración aviar, ya que únicamente otorga un valor causal a la selección natural, que actúa sobre el programa genético de las aves; 3) la ambigüedad interpretativa de lo que caracteriza o debería caracterizar el término de *causalidad última*; 4) la aparente simpleza conceptual de la distinción que trae como consecuencia la exclusión de interrogantes que se pueden plantear de los procesos orgánicos; 5) la imposibilidad de dar cuenta de la compleja red de interacciones causales que existen en todos los procesos biológicos, a cualquier nivel de organización a diferentes escalas de tiempo.

Asimismo, intentamos trazar el valor que tiene la distinción próximo/último como herramienta epistemológica para entender en qué momento un proceso pertenece al campo de las explicaciones próximas y si tiene o no una repercusión en la evolución de 'x' linaje, ocasionando que se convierta en un asunto de causas últimas.

En síntesis, lo que intentamos fue reflejar el estado de la discusión sobre la distinción próximo/último, que desde algunos puntos de vista, no está a la altura las nuevas exigencias que plantea la biología contemporánea. Se mostró que actualmente, dentro de las ciencias biológicas, surge un grupo de investigadores que tratan de posicionar nuevos marcos causales.

Conclusiones

4.1 Biología de causas próximas y biología de causas últimas: un reflejo de varias circunstancias en la biología del siglo XX

Para entender la propuesta que hiciera Mayr de una *biología de causas próximas* y una *biología de causas últimas*, tuvimos que insertarnos en las interpretaciones que Mayr hizo a mediados del siglo XX acerca de la causalidad biológica y la manera de aproximarse a los fenómenos biológicos. Como vimos en el capítulo 1, la biología de inicios del siglo XX atravesó por un contexto en el que las prácticas investigativas se diversificaron bajo el estandarte de la construcción de estudios más analíticos proporcionados desde la actividad experimental (Maienschein, 1981). Esto ocasionó que labores como la observación y la descripción fuesen vistas como prácticas que ofrecían explicaciones poco científicas e inexactas (Allen, 1975), lo que propició fuertes debates entre distintas esferas de investigadores acerca de cómo se debían construir las explicaciones científicas de los fenómenos biológicos (Hagen, 1986). Por esto mismo, asuntos como el estudio de la migración avar mostraron la posición de un sector de investigadores que presentaron a través del método experimental, las causas del por qué las aves emprendían su recorrido migratorio (Philips, 1913; Bergtold, 1926; Eifrig, 1924; Wetmore, 1927 y 1932; Rowan, 1927; Hann, 1939). Mientras que por otro lado, algunos más apelaban a la inclusión de causas ecológicas e históricas (Taverner, 1904; Schäfer, 1907; Thomson, 1924; Curtis, 1932; Hesse et al., 1937; Baker, 1938).

Este escenario en apariencia dividido fue precisamente en el que Mayr se basó para promover una complementación de causas, donde las explicaciones ofrecidas por experimentalistas y no experimentalistas tuvieran una legitimidad genuina. El argumento biológico que Mayr concretó para su propuesta causal fue producto de las tensiones explicativas de esta etapa de la biología, en que las prácticas científicas se diversificaron.

El segundo contexto –mostrado en el capítulo 2– que influyó en la interpretación que hiciera Mayr de la biología norteamericana de las décadas de 1950 y 1960, fue el gran auge y expansión de la biología molecular en el

terreno de las investigaciones biológicas. La enorme popularidad que ganó la biología molecular hizo que esta disciplina tuviese un mayor financiamiento e impulso a sus programas de investigación (Wilson, 1994), lo que ocasionó un claro desplazamiento de las disciplinas más clásicas de la biología, como la sistemática y la paleontología (Beatty, 1994). Asimismo, la afinidad que la biología molecular tenía con la física y la química se combinó con el criterio de ciencia que muchos científicos tenían producto de un sesgo positivista proveniente de las ciencias físicas (Mayr, 1982; Junker 1996), lo cual ponía en tela de juicio las investigaciones de los naturalistas y consideraba a las ciencias biológicas como una extensión de la física y la química (Smocovitis, 1992; Mayr, 1996).

Estas nuevas tensiones propiciadas por el experimentalismo (ahora representado fuertemente por la biología molecular), y la pérdida de independencia de la biología como ciencia ante la física y la química, fue el otro escenario que Mayr interpretó como un “peligro” para actividades como la sistemática y la paleontología (prácticas no experimentales), así como para la biología misma que se veía inmersa en el reduccionismo (Mayr, 1996). La atmósfera en la que estaba inmersa la biología norteamericana del siglo XX orilló a Mayr proponer su distinción entre una biología de causas próximas y una biología de causas últimas (Beatty, 1994). Pero sobre todo, la manera en que Mayr interpretó este contexto nos ayuda a comprender por qué planteó así su propuesta: distinguiendo dentro de la biología dos grandes campos igualmente importantes (Mayr, 1961), y proveyendo a la biología evolutiva el argumento de la causalidad última para mantenerla lejos de las aproximaciones reduccionistas (Mayr, 1961; 1982; 1996).

Consideré necesario recalcar que la distinción próximo/último fue en buena medida un producto de las interpretaciones que Mayr hizo de varias circunstancias por las que atravesó durante la biología norteamericana de la primera mitad del siglo XX, ya que actualmente las críticas que se hacen a la dicotomía próximo/último, son asimismo sintomáticas de nuevas situaciones que se están generando dentro de la biología contemporánea.

4.2 El estado actual de la discusión en torno a la distinción próximo/último: nuevos horizontes de la biología contemporánea

Si bien Mayr aún deja ver en trabajos posteriores a su publicación de 1961 (en textos de 1982 y 1996) una genuina preocupación por distinguir la labor de los dos grandes campos en la biología, y sobre todo su insistencia en que los fenómenos de los seres vivos están compuestos por dos tipos de causas, las críticas que se hacen a su dicotomía causal se ocupan en cambio de hacer planteamientos sobre los procesos y fenómenos que según autores como West-Eberhard (2003), Amundson (2005), Laland *et al.* (2011), la distinción excluyó.

Cuando en el capítulo 3 hablamos de la no correspondencia ontológica (véase sección 3.2.1), nos apoyamos principalmente en autores que esgrimen planteamientos desde la biología evolucionista del desarrollo o EvoDevo (West-Eberhard, 2003; Amundson, 2005; Laland *et al.*, 2011). Para estos autores la biología no está profundamente dividida en dos tipos de causas independientes que produzcan diferentes efectos, sino que los procesos que se dan en las causas próximas influyen en los procesos de las causas últimas, y viceversa.

Esta co-determinación causal fue precisamente excluida por Mayr, ya que, cuando hace referencia a las causas últimas (1961), lo hace pensando como un evolucionista sintético que “asumió a la selección natural como paradigma de toda causalidad evolutiva” (Caponi, 2012, p. 96), provocando así la exclusión de procesos –como los ontogénéticos– para explicar la evolución. Esto hace que autores como Laland *et al.* (2011) afirmen que: “La distinción próximo/último consolidó en la síntesis moderna, la separación de la biología del desarrollo y la evolución” (p. 1513). Esta omisión de los procesos ontogénéticos tiene como consecuencia que no se puedan desarrollar más preguntas de las que Mayr planteó, haciendo que la dicotomía próximo/último enmascare una falsa división causal (Calcott, 2013).

Reconocer que hay dos tipos de causas en la naturaleza, en efecto, dificulta admitir que hay una integración entre agentes causales existentes en cualquier nivel de organización a diferentes escalas de tiempo. Confunde la comprensión de asuntos como la construcción de nicho, pues en este fenómeno la selección natural no se encuentra como una causa última

independiente de los organismos, sino que hay una interacción entre los niveles genotipo-fenotipo-ambiente (Watt, 2013). Incluso, separar los procesos fisiológicos (próximos) de los filogenéticos (últimos) podría obstaculizar la comprensión del papel creativo de la selección natural (Martínez y Moya, 2009; Martínez y Esposito, 2014).

Según Caponi (2008 y 2012), la utilidad epistemológica de la distinción radica en distinguir cuando un agente causal es próximo o último. Sin embargo, de acuerdo a Laland *et al.* (2011) atrincherarnos en la distinción como herramienta epistemológica trae como consecuencia a la exclusión de otras alternativas de análisis. Es decir, considerar a la distinción como la única forma de plantear la causalidad en biología puede llevar a los investigadores al descuido de otros elementos potencialmente relevantes (Laland *et al.*, 2013a). Aunque Laland *et al.* (2013a) –algunos de los más fuertes críticos a la distinción– reconocen que en algunos casos de la biología, hablar de causas próximas o últimas puede ayudar a comprender algunas cuestiones de los fenómenos biológicos, también muestran que eso es posible en unas pocas excepciones, ya que como se mostró en el ejemplo de la migración aviar que Mayr (1961) utilizó (véase sección 3.2.2), la dicotomía próximo/último está ligada a la causalidad unidireccional que simplemente no opera en muchos fenómenos biológicos (i. e. procesos ontogenéticos y la construcción de nicho). En el capítulo anterior también consideramos que la ambigüedad en el término de la causa última (véase sección 3.3.1), dificulta aún más el uso de la distinción.

Concordamos con lo que sostienen Calcott (2013), Watt (2013) y Laland *et al.* (2013), respecto a que la distinción próximo/último no debe verse como una verdad irrevocable, sino como un modelo causal que sirve de base para replantear nuevos y más acertados marcos teóricos que permitan mejorar nuestra comprensión de causalidad biológica.

Actualmente, hablar de una distinción entre causas próximas y causas últimas nos remite de manera irremediable a la historia de la distinción para comprender que esta propuesta teórica formulada por uno de los principales arquitectos de la síntesis moderna de la teoría de la evolución, se construyó con base a los retos que Mayr se planteó a resolver.

Sin embargo, podemos dilucidar que ahora varios de los retos a la distinción se hacen desde disciplinas como la biología del desarrollo que quedó excluida de los programas de investigación delineados por la síntesis moderna. Inclusive podemos apreciar el surgimiento de nuevos marcos teóricos como la denominada *causalidad multinivel* que tiene como objetivo reemplazar totalmente a la distinción próximo/último (Martínez y Esposito, 2014) sobre la base de que ésta forma parte del estandarte de la síntesis moderna y, por lo tanto, no cubre las nuevas exigencias de la reciente propuesta teórica denominada Síntesis Evolutiva Extendida (Pigliucci, 2009). Grosso modo, la síntesis extendida consiste en un marco pluralista que además de explicar la relación (previamente ponderada por la síntesis moderna) entre la genética de poblaciones y la selección natural, también busca integrar diversas áreas de la biología como la EvoDevo, la construcción de nicho, la herencia epigenética, etc. (Martínez, 2013). Uno de los objetivos de la Síntesis Evolutiva Extendida es repensar la importancia de la selección natural como único mecanismo de cambio, y así reflexionar acerca de la valiosa participación de otros procesos y mecanismos causales (Pigliucci y Müller, 2010); ello renueva las metas explicativas de la agenda investigativa de la síntesis moderna.

La distinción próximo/último es un reflejo de los diferentes acontecimientos que ocurrieron durante la primera mitad del siglo XX en la biología norteamericana, y ahora las discusiones que giran alrededor de ella son un síntoma de los nuevos retos que surgen –y que debemos atender– dentro de la biología del siglo XXI.

Por ello, hacemos un llamado a los biólogos, para que a la luz de la historia y filosofía de la biología, podamos construir espacios reales de interlocución entre las distintas disciplinas que conforman a la biología, para así, coadyuvar a clarificar las discusiones de relevancia para su labor científica.

Referencias bibliográficas

- 1) «Chipe (*Familia Parulidae*)». 2014. *Oiseaux* – Accesado julio 4. <http://www.oiseaux.net/birds/canada.warbler.html>
- 2) «Gorrión garganta blanca o Chingolo Gorjiblanco (*Zonotrichia albicollis*)». 2014. *Avibase – The world bird database*. Accesado julio 4. <http://avibase.bsc-oc.org/species.jsp?avibaseid=39BD9FF20A9613C4>
- 3) «Gorrión molinero (*Passer montanus*)». 2014. *Avibase – The world bird database*. Accesado julio 4. <http://avibase.bsc-oc.org/species.jsp?lang=ES&avibaseid=C22FBF8D36F91BCA>
- 4) «Junco, un género de la familia Emberizidae». 2014. *Avibase – The world bird database*. Accesado julio 4. <http://avibase.bsc-oc.org/species.jsp?avibaseid=05FF3C9B3C854D53>
- 5) Allen, G. (1975). *Life Sciences in the 20th Century*. Eds. Ray Spangenberg
- 6) Allen, G. (1979). "Naturalists and Experimentalists: The Genotype and Phenotype," *Stud. Hist. Biol.*, 3, 179-209.
- 7) Allen, J. (1908). Walter on Bird Migration Theories of Bird Migration by Hubert Eugene Walter. *The Auk*, 25(3), 329-333.
- 8) Amundson, R. (2005), *The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought*, Cambridge, Estados Unidos, Cambridge University Press.
- 9) Ariew, A. (2003). Ernst Mayr's «ultimate/proximate» distinction reconsidered and reconstructed. *Biology and Philosophy*, 18(4), 553-565.
- 10) Aznuvarian, A. (2009). Evolución: ¿Una teoría? *Ludus Vitalis*, 17(32), 221-230.
- 11) Baker, J. (1978). The evolution of breeding seasons En: Beatty, J. (1994). *The Proximate/Ultimate Distinction in the Multiple of Mayr*. *Biology and Philosophy* 9 , 333-356.
- 12) Barahona, A. (2004). Continuidad evolutiva y discontinuidad genética: El caso de la escuela Biométrica. En Barahona A., Suárez E., Martínez E. (Comps) *Filosofía e Historia de la Biología*, Zamora J. (Trad.) México D.F.: UNAM, 418-429.
- 13) Beatty, J. (1994). *The Proximate/Ultimate Distinction in the Multiple of Mayr*. *Biology and Philosophy* 9 , 333-356.
- 14) Bergtold, W. H. (1926). Avian Gonads and Migration. *The Condor*, 28(3), 114-120.
- 15) Bock, W. (2005). In memoriam: Ernst Mayr, 1904 – 2005, *The Auk*, 122(3), 1005-1007.
- 16) Burkhardt, R. (1994). Ernst Mayr: Biologist-Historian. *Biology and Philosophy* n. 9, 359-371.
- 17) Calcott, B. (2013). Why how and why aren't enough: more problems with Mayr's proximate-ultimate distinction. *Biology & Philosophy*, 28(5), 767-780.

- 18) Caponi, G. (2008). La biología evolucionaria del desarrollo como ciencia de causas remotas, *Signos filosóficos*, 10, 121-142.
- 19) Caponi, G. (2012). Réquiem por un centauro. Centro de Estudios filosóficos, Políticos y Sociales Vicente Lombardo Toledano. México, DF.
- 20) Churchill, F. (1981). In search of the New Biology: An Epilogue. *Journal of the History of Biology*, 14(1),177-191.
- 21) Curtis, J. T. (1932). Bird Migration. *Bios*, 3(2), 82-90.
- 22) Dickins, T. E., & Barton, R. A. (2013). Reciprocal causation and the proximate–ultimate distinction. *Biology & Philosophy*, 28(5), 747-756.
- 23) Dobzhansky T. (1964). Biology, Molecular and Organismic. *American zoologist*, 4, 443-452.
- 24) Dupré, J. (2006). El legado de Darwin: Qué significa hoy la evolución. Eds. Kats, Buenos Aires, Argentina.
- 25) Eifrig, G. (1924). Is Photoperiodism a Factor in the Migration of Birds? *The Auk*, 41(3), 439-444.
- 26) Eldredge, N. (2009). Darwin: El descubrimiento del árbol de la vida. Eds. Kats.
- 27) El-Hani, C. N., & Emmeche, C. (2000). On some theoretical grounds for an organism-centered biology: property emergence, supervenience, and downward causation. *Theory in biosciences*, 119(3-4), 234–275.
- 28) Ellis, G. (2009), Top-down causation and the human brain. En: Murphy, N. C., Ellis, G. F., O'Connor, T., & Koch, C. (2009). *Downward causation and the neurobiology of free will*. Springer. Recuperado a partir de <http://link.springer.com/content/pdf/10.1007/978-3-642-03205-9.pdf>
- 29) Evolution (2005). In memoriam, *Evolution*, 59(3), 702.
- 30) Francis, R. C. (1990). Causes, proximate and ultimate. *Biology and Philosophy*, 5(4), 401-415.
- 31) Gardner, A. (2013). Ultimate explanations concern the adaptive rationale for organism design. *Biology & Philosophy*, 28(5), 787-791.
- 32) Gould S. (1994). Ernst Mayr and the Centrality of Species. *Evolution*, 48(1), 31-35.
- 33) Haffer, J. (2007). Ornithology, Evolution and Philosophy: The Life and Science of Ernst Mayr 1904-2005. Springer.
- 34) Hagen, J. B. (1986). Ecologists and Taxonomists: Divergent Traditions in Twentieth-Century Plant Geography. *Journal of the History of Biology*, 19(2), 197-214.
- 35) Haig, D. (2013). Proximate and ultimate causes: how come? and what for? *Biology & Philosophy*, 28(5), 781-786.
- 36) Hann, H. W. (1939). The Relation of Castration to Migration in Birds. *Bird-Banding*, 10(3), 122-124.
- 37) Hull, D. (2004). Ernst Mayr y la filosofía de la biología. *Ludus Vitalis*, 12(21), 35-41.

- 38) Huxley, J.(1965). La evolución: síntesis moderna. Losada: Buenos Aires, p.393. En: Caponi, G. (2012). Réquiem por el centauro, aproximación epistemológica a la biología evolucionaría del desarrollo. Ed. Centro de Estudios Filosóficos y Sociales Vicente Lombardo Toledano. México, DF.
- 39) Janovy, J. (1973). The Other Side of Biology. *Bios*, 44(3), 115-120.
- 40) Junker, T. (1996). Factors Shaping Ernst Mayr's Concepts in the History of Biology. *Journal of the history of Biology*, 29.
- 41) Junker, T. (2003) Ornithology and the genesis of the Synthetic Theory of Evolution, *Avian Science*, 3(2 & 3), 65-73.
- 42) Kay, L. (1993). The molecular Vision of Life: Caltech, the Rockefeller Foundation, and the Rise of the New Biology, Nueva York: Oxford University Press.
- 43) Kingsland, S. (2004). Neodarwinismo e Historia Natural*. En Barahona A., Suárez E., Martínez E. (Comps) *Filosofía e Historia de la Biología*, Zamora J. (Trad.) México D.F.: UNAM, 443-465.
- 44) Lack, D. (1965). Evolutionary Ecology. *Journal of Applied Ecology*, 2(2), 247-255.
- 45) Lack, D. (1968). Bird Migration and Natural Selection. *Oikos*, 19(1), 1-9.
- 46) Laland, K. N., Odling-Smee, J., Hoppitt, W., & Uller, T. (2013). More on how and why: cause and effect in biology revisited. *Biology & Philosophy*, 28(5), 719-745.
- 47) Laland, K. N., Odling-Smee, J., Hoppitt, W., & Uller, T. (2013a). More on how and why a response to commentaries cause and effect in biology revisited. *Biology & Philosophy*, 28(5), 719-745.
- 48) Laland, K. N., Sterelny, K., Odling-Smee, J., Hoppitt, W., & Uller, T. (2011). Cause and Effect in Biology Revisited: Is Mayr's Proximate-Ultimate Dichotomy Still Useful? *Science*, 334(6062), 1512-1516.
- 49) Largent, M. (2002). Sourcebook on History of Evolution. Kendall/Hunt publishing company.
- 50) Maienschein, J. (1981). Special Selection on American Morphology at the return of the century. Introduction: Were American Morphologist in Revolt? *Journal of the History of Biology*, 14(1), 83-87.
- 51) Martínez, M. (2013), Causalidad y la Síntesis extendida: nuevos marcos conceptuales para la biología del siglo XXI, *Revista de Filosofía Aurora*, v. 25, n. 36, p. 129-154.
- 52) Martínez, M., & Esposito, M. (2014). Multilevel Causation and the Extended Synthesis. *Biological Theory*, 9(2), 209-220.
- 53) Martínez, M., & Moya, A. (2011). Natural Selection and Multi-Level Causation. *Philosophy & Theory in Biology*, 3.
- 54) Mayr, E. (1961). Cause and Effect in Biology. *Science, New Series*, 134(3489), 1501-1506
- 55) Mayr, E. (1963). The New versus the Classical in Science. *Science, New Series*, 141(765).

- 56) Mayr, E. (1982). *The growth of biological thought, Diversity, Evolution, and Inheritance*. Harvard University Press.
- 57) Mayr, E. (1988). *Toward a New Philosophy of Biology, Observations of an Evolutionist*. Harvard University Press.
- 58) Mayr, E. (1994). Response to John Beatty. *Biology and Philosophy*, 9(3), 357–358.
- 59) Mayr, E. (1996). The Autonomy of Biology: The Position of Biology Among the Sciences. *The Quarterly Review of Biology*, 71(1),97-106.
- 60) Mayr, E. (2004). *Whats Make Biology Unique: Considerations on the Autonomy of a Scientific Discipline*. Cambridge University Press.
- 61) Meraz, J. (2005). Ernst Mayr 1904 – 2005 In memoriam, *Ciencia y Mar*, 11(25), 31-33.
- 62) Merriam, C. H. (1884). Bird Migration. *The Auk*, 1(1), 71-76.
- 63) Ochoa, A. (2014). El eclipse del antidarwinismo: La historia detrás de la teoría sintética de la evolución. Ed. Tusquets. México, D.F. En revisión.
- 64) Phillips, J. C. (1913). Bird Migration from the Standpoint of Its Periodic Accuracy. *The Auk*, 30(2), 191-204.
- 65) Pigliucci, M. (2009). An Extended Synthesis for Evolutionary Biology. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1168(1), 218-228.
- 66) Pigliucci, M., & Müller, G. (2010). *Evolution. The extended synthesis*. Cambridge: MIT Press.
- 67) Rodríguez, H. B. (2010). Las aves migratorias: a prueba de muros. *Especies* , 16-23.
- 68) Rowan, W. (1927). Migration Due to Glands. *The Science News-Letter*, 11(312), 215-216.
- 69) Scomotivis V. (2005). Review: What Makes Biology Unique? Considerations on the Autonomy of a Scientific Discipline by Ernst Mayr. *Journal of the History of Biology*, 38, 609-614.
- 70) Shäfher, A. (1907) On the Incidence of Daylight as a Determining Factor in Bird-Migration, *Nature* 77, 159-163.
- 71) Smocovitis, V. (1992). Unifying Biology: The Evolutionary Synthesis and Evolutionary Biology. *Journal of the History of Biology*, 25(1), 1-65.
- 72) Sokal R. (1970). Another New Biology. *BioScience*, 20(3), 152-159.
- 73) Soto, A. M., & Sonnenschein, C. (2005). Emergentism as a default: cancer as a problem of tissue organization. *Journal of biosciences*, 30(1), 103–118.
- 74) Sterelny, K. (2012), *Coopertion in a Complex World: The Role of proximate Factors in Ultimate Explanations*. Springer, 7(4), 358-367.
- 75) Taverner, P. A. (1904). A Discussion of the Origin of Migration. *The Auk*, 21(3), 322-333.
- 76) Thomson, A. L. (1924). Photoperiodism in Bird Migration. *The Auk*, 41(439), 639-641.
- 77) Watt, W. B. (2013). Causal mechanisms of evolution and the capacity for niche construction. *Biology & Philosophy*, 28(5), 757-766.

- 78) West-Eberhard, M. (2003), *Developmental Plasticity and Evolution*. New York: Oxford University Press.
- 79) Wetmore, A. (1927) *Mystery of Bird Migration*. *The Science News-Letter*, 11(309),161.
- 80) Wetmore, A. (1932). *Bird Migration*. *The Scientific Monthly*, 34(5), 459-462.
- 81) Wilson, E. (1994). *The molecular wars*. *En Naturalist* (219-237). USA: Island Press.
- 82) Winsor, M. (2005). *Eloge: Ernst Mayr, 1904 – 2005*, *Isis*, 96(3), 415-418.