



El concepto de *presión selectiva* y la dicotomía *próximo-remoto*

The concept of selective pressure and the proximate-ultimate dichotomy

Gustavo Caponi

Doctor en Lógica y Filosofía de la Ciencia, Universidade Estadual de Campinas (Unicamp), profesor del Departamento de Filosofía, Universidade Federal de Santa Catarina (UFSC), becario del CNPq, Florianópolis SC - Brasil, e-mail: gustavoandrescaponi@gmail.com

Resumen

Las presiones selectivas no son factores ambientales que existan independientemente de los linajes por ellas afectados. Su existencia y su configuración siempre dependen de las alternativas de evolución que el propio linaje genera y acepta; y dicha configuración, necesariamente, se va alterando conforme el propio linaje evoluciona. Aclarar eso es muy importante para desestimar algunas reticencias generadas por la dicotomía próximo-remoto. Esta polaridad continúa siendo un recurso conceptual válido e insustituible para entender la especificidad de la Biología Evolucionaria. Enmendar algunos equívocos generados por

Mayr en su caracterización del concepto de causa remota es una alternativa mejor que la de pensar en abandonar o en relativizar esa distinción.

Palabras clave: Laland Kevin. Mayr Ernst. Causa remota. Causa próxima. Presión selectiva.

Abstract

The selective pressures are not environmental factors that exist independently of the lineages affected by them. Their existence and their configuration always depend on the alternatives of evolution that the lineage itself generates and accepts; and that configuration will be necessarily altered as the lineage itself evolves To clarify this point is important to reject some reserves generated by the proximate-ultimate dichotomy. This conceptual polarity remains a valid and irreplaceable resource for understanding the specificity of Evolutionary Biology. To adjust some misunderstandings generated by Mayr's characterization of the concept of ultimate cause, is a better alternative than thinking in to live or in to relativize the distinction.

Keywords: Laland Kevin. Mayr Ernst. Ultimate cause. Proximate cause. Selective pressure.

Durante décadas, la dicotomía *próximo-remoto*, que hace cincuenta y un años fue consagrada por Mayr (1961) en un artículo publicado en *Science*¹, operó como un recurso válido para plantear y aclarar los más diferentes problemas teóricos y epistemológicos suscitados por el desarrollo de la Biología (Cf. ARIEW, 2003). En los últimos años, sin embargo, esa polaridad ha comenzado suscitar algunas reticencias y cuestionamientos²; y más recientemente, a fines del año pasado, cuando se cumplía medio siglo de la publicación del *paper* de Mayr, un artículo también publicado en *Science* (LALAND et al.,

¹ Digo 'consagrada', y no 'enunciada', porque ella no fue una propuesta original de Ernst Mayr (BEATTY, 1994, p. 346). Fue él, de todos modos, quien, basándose en ella, delineó la distinción entre una Biología Funcional de causas próximas y una Biología Evolucionaria de causas remotas (MAYR, 1961, p. 1502; 1993, p. 93); y es a él que debemos atribuirle el hecho de que dicha dicotomía se haya transformado en una referencia siempre pasible de ser considerada, tanto por biólogos como filósofos de la Biología (Cf. ARIEW, 2003).

² Ver CALLEBAUT et al., 2007; FOLGUERA, 2011; GILBERT et al., 1996; MARTÍNEZ, 2009; MORANGE, 2011.

2011)³ ha vuelto a poner en discusión la posible necesidad de revisarla. Como lo hizo en su momento Ron Amundson (2005, p. 222 ss.), los autores de ese trabajo también se plantean si los últimos desarrollos de la Biología Evolucionaria no estarían exigiendo algo así como un ablandamiento, o una atenuación, de esa dicotomía; *so pena* que, de no aceptarse esa revisión, ella acabe transformándose en un obstáculo para comprender y profundizar esas nuevas líneas de investigación (LALAND et al., 2011, p. 1516).

Pero, diferentemente de Amundson, ellos no sólo aluden a la Biología Evolucionaria del Desarrollo, sino que también se refieren a otras cuestiones; dándole particular énfasis a los estudios sobre los efectos evolutivos de la *plasticidad fenotípica* (LALAND et al., 2011, p. 1512) y a las teorizaciones concernientes a la *construcción de nichos* (LALAND et al., 2011, p. 1514). Según nos dicen Kevin Laland, Kim Sterelny, y los demás autores de ese artículo, el modo en que esas cuestiones hoy están siendo consideradas por los biólogos evolucionarios, también conllevaría, o exigiría, una cierta rectificación en nuestra manera de entender la dicotomía próximo-remoto; y ése será el asunto que nos ocupará en estas páginas. Habiendo ya discutido en un trabajo anterior las cuestiones planteadas por Amundson (CAPONI, 2008), en este artículo sólo analizaré esas otras temáticas que Laland et al. (2011) también levantan y que parecen guardar una relación más estrecha con un tema al cual la Biología Evolucionaria de la última mitad del Siglo XX le dio mucha importancia: el efecto que las condiciones de vida de los seres vivos tendrían en su evolución.

Contrariamente a lo que ocurre con el estudio del impacto evolutivo de las exigencias organizacionales de la ontogenia, que en los últimos años fue puesto en la palestra por la Biología Evolucionaria del Desarrollo (ARTHUR, 2004, p. 117 ss.); esas otras cuestiones que Laland et al. (2011) también plantean, parecen vincularse de un modo más inmediato con esos tópicos ya tematizados por la Teoría de la Selección Natural (ARTHUR, 2004, p. 36) y que dieron lugar a lo que se dio en

³ Los autores del artículo son reconocidos biólogos y filósofos de la Biología que cabe mencionar: Kevin Laland; Kim Sterelny; John Odling-Smee; William Hoppitt; y Tobias Uller.

llamar ‘programa adaptacionista’ (LEWONTIN, 1979, p. 145). Por eso, para evaluar hasta qué punto la comprensión de los efectos evolutivos de la plasticidad fenotípica y la construcción de nichos realmente exige una nueva y mejor manera de entender la articulación entre factores próximos y remotos, será necesario reexaminar una noción clave en la articulación de esa teoría: el propio concepto de *presión selectiva*. Paradigma éste, aunque no sinónimo o equivalente, de todo lo que clásicamente se ha entendido por “causa remota”. Creo, sin embargo, que ese análisis habrá de mostrarnos que, siendo bien comprendida, la dicotomía próximo-remoto no tiene por qué operar como una rémora para el estudio de esos nuevos asuntos.

Así, tal como lo hice en lo referente a la Biología Evolucionaria del Desarrollo, aquí también sostendré que, ni el planteamiento de esos nuevos problemas, ni tampoco su reconocimiento epistemológico como cuestiones propias de la Biología Evolucionaria, exigen un *ablandamiento* o una atenuación de la dicotomía entre una Biología Funcional de causas próximas y una Biología Evolucionaria de causas remotas⁴. Lo que esos problemas sí exigen, en todo caso, es que esa dicotomía sea mejor entendida y que se eviten algunos malentendidos generados por el propio Mayr al proponerla. Pero, dado que también analicé esos malentendidos en mi trabajo sobre Biología Evolucionaria del Desarrollo⁵, aquí me limitaré a reseñar la manera de entender la dicotomía próximo-remoto que allí delineé⁶; para, en base a ella, mostrar que las novedades teóricas que están ocurriendo en la Biología Evolucionaria, no exigen, conforme dije, una genuina rectificación epistemológica de la polaridad en cuestión.

Comprender es mejor que ajustar

En una primera, pero no totalmente correcta, aproximación, la distinción entre una Biología Funcional de causas próximas y una Biología

⁴ Cf. CAPONI, 2008, p. 138.

⁵ Cf. CAPONI, 2008, p. 129 ss.

⁶ Cf. CAPONI, 2008, p. 128.

Evolucionaria de causas remotas, puede presentarse en virtud de la distinción entre fenómenos orgánicos y fenómenos poblacionales. La Biología Funcional puede ser así entendida como abarcando todo el amplio conjunto de disciplinas biológicas ocupadas en el estudio de las causas próximas que, actuando a nivel de los organismos individuales, nos explican, no sólo cómo los fenómenos vitales se encadenan e integran en la constitución [desarrollo] y el funcionamiento [fisiología] de esas estructuras; sino que también nos permiten entender cómo esos organismos individuales interactúan con su medio biótico y abiótico. La Biología Evolucionaria, mientras tanto, sería esa otra Biología ocupada en indagar las causas remotas que, actuando a nivel de las poblaciones, nos explicarían por qué los diferentes linajes de seres vivos presentan los caracteres que efectivamente ahora presentan o alguna vez presentaron⁷.

Estoy suponiendo, entonces, que la Biología Funcional incluye, no sólo a la Fisiología y a la Biología del Desarrollo (MAYR, 1982, p. 68; 1998, p. 133); sino que ella también incorpora a la Autoecología. Y estoy suponiendo también, que el concepto de *causa remota* puede abarcar todos los factores de cambio evolutivo previstos por la versión neosintética de la Teoría de la Selección Natural: deriva genética, mutación, migración, selección sexual y la propia selección natural⁸. Las presiones selectivas serían, entonces, sólo un tipo de causa remota; y reconocer esto, no sólo implica ir un poco más allá de lo dicho al respecto por el propio Mayr, sino que también implica ir un poco más allá de lo que Laland et al. (2011) tenían en mente cuando escribieron su *paper*: ellos también propendieron a identificar el concepto de *causa remota* con el de *presión selectiva*. Esto, de todos modos, es aquí menos importante que subrayar la incorrección que conlleva presentar a las causas remotas diciendo, como lo hacen Laland et al. (2011, p. 1512), que ellas explican “por qué un organismo tiene un rasgo y no otro”. Eso, en realidad, sería asunto de capítulos de la Biología Funcional como la Genética⁹

⁷ Cf. SOBER, 1993, p. 8; WEBER, 2004, p. 3.

⁸ Cf. CAPONI, 2003, p. 82.

⁹ Aludo a lo que Mayr (1982, p.631-2) llama *Genética de la transmisión*: esa genética de Morgan hoy cooptada por la Genética Molecular (Cf. MAYR, 1982, p. 808 ss.). La Genética de Poblaciones sí es, claro, una ciencia de causas remotas: ella es un capítulo de la Biología Evolucionaria (Cf. MAYR, 1982, p. 632; CAPONI, 2003, p. 81).

y la Biología del Desarrollo. Lo que las causas remotas explican, en todo caso, es por qué en una población particular prevalecen organismos que exhiben un estado, entre dos o más estados posibles, de un cierto carácter.

Sin embargo, y como acabo de decir, la oposición organísmico-poblacional sólo puede servir como una primera aproximación a la distinción próximo-remoto. Ella nos coloca en la dirección correcta pero no nos lleva hasta donde realmente tenemos que llegar. Aunque no haya nada de definitivamente errado en decir que para la Teoría de la Selección Natural son las poblaciones, y no los organismos, que evolucionan; esa misma idea puede ser mejor expresada diciendo que los que evolucionan son los linajes. De hecho, cuando en la Teoría de la Selección Natural se alude a poblaciones, éstas son entendidas, no simplemente como entidades ecológicas (es decir: como subsistemas dentro de un ecosistema); sino como entidades genealógicas (como sublinajes de un linaje y/o como linajes que incorporan otros sublinajes)¹⁰. Así, para ser más exactos, en lugar de definir una causa remota como aquella cuyo efecto sólo se refleja en el plano poblacional, deberíamos definirla como aquella cuyo efecto sólo se refleja en el devenir de un linaje.

Pero, introducir esa precisión en el concepto de *causa remota*, lejos de obligarnos a limitar su aplicación, permite ampliarla para contemplar factores evolutivos no previstos, o no demasiado tenidos en cuenta, por la versión neosintética de la Teoría de la Evolución. Factores que, diferentemente de la deriva genética, la selección natural, la selección sexual y el aislamiento geográfico, pueden tener efectos verificables más allá del linaje compuesto por una única población o especie. Tal el caso de los constreñimientos ontogenéticos hoy invocados por la Biología Evolucionaria del Desarrollo¹¹ ellos pueden actuar simultáneamente sobre distintos linajes, aun cuando éstos se encuentren reproductivamente aislados y, por eso, imposibilitados de verse afectados por una misma presión selectiva, o por

¹⁰ Cf. CAPONI: 2008, p. 128; 2011b, p. 98.

¹¹ Cf. ARTHUR, 2011, p. 339.

un mismo proceso de deriva genética o de aislamiento geográfico (CAPONI, 2009, p. 44). Un mismo constreñimiento ontogenético, diferentemente de los factores evolutivos previstos por el neodarwinismo, puede hacerse sentir simultáneamente, en diferentes linajes suprapoblacionales; y es así que, entre otras cosas, ellos pueden preservar caracteres homólogos en dos especies diferentes cuyo ancestral común se encuentra filogenéticamente muy lejos de ambas (AMUNDSON, 2005, p. 237).

Pero entender la dicotomía próximo-remoto en términos de una distinción entre factores causales que actúan en y sobre los organismos y factores causales que actúan en y sobre los linajes también presenta una ventaja epistemológica adicional: la de evidenciar la estrecha relación que inevitablemente debe existir entre ambos órdenes causales. Conforme lo decía Nicolai Hartmann (1964, p. 59), “la vida de la especie no es vida *al lado* de la de los individuos o *detrás* de éstos, sino exclusivamente una vida *en* ellos, y *sólo* en ellos”; y es por la mediación de esos individuos, que les dan existencia y materialidad, que los linajes se someten, tanto a las exigencias organizacionales de la ontogenia, que son responsables de los constreñimientos ontogenéticos (estudiados por la Biología Evolucionaria del Desarrollo), como a las exigencias ecológicas, que son responsables de las presiones selectivas (destacadas por la Teoría de la Selección Natural). Así, y casi parafraseando a Hartmann, podríamos también decir que el orden de las causas remotas no es un orden causal paralelo o anterior al orden de las causas próximas: aquél sólo existe en y por éste. Si las ontogenias individuales no estuviesen sometidas a exigencias organizacionales no habría constreñimientos ontogenéticos pautando la evolución de los linajes; y si los vivientes individuales no estuviesen sometidos a exigencias ecológicas, tampoco habría presiones selectivas (CAPONI, 2008, p. 134 ss.).

Esto no implica, sin embargo, que las causas remotas puedan ser reducidas a causas próximas. Cuando hablamos de presiones selectivas, como cuando hablamos de procesos de deriva genética o de aislamiento geográfico, hablamos de fenómenos que no pueden ocurrirle a un viviente individual. Hablamos de procesos que sólo

pueden verificarse cuando consideramos a las poblaciones en tanto que linajes; y algo análogo también ocurre con los constreñimientos ontogenéticos: referirse a un *sesgo en la oferta de variantes a ser seleccionadas* (MAYNARD SMITH et al., 1985, p. 266) implica referirse a un fenómeno que excede el nivel del organismo individual (CAPONI, 2008, p. 137). Aun cuando, insisto, esos sesgos y esas presiones selectivas sólo ocurran porque la propia existencia de los organismos individuales está sometida a exigencias organizacionales y ecológicas cuyos efectos se hacen sentir en el dominio de las causas próximas, impactando luego en el plano de los linajes (CAPONI, 2008, p. 138); y esto último, lo subrayo, es muy importante para discutir algunas de las cuestiones planteadas por Laland et al. (2011).

Tal como el propio Mayr (1961, p. 1502-1503), Laland et al. (2011, p. 1512) no sólo tienden a identificar el concepto de *causa remota* con el de presión selectiva, sino que además también tienden a confundir a esas presiones selectivas con las interacciones o exigencias ecológicas que eventualmente pueden suscitar dichas presiones¹². Error éste que equivale a confundir la lucha por la existencia, fenómeno puramente ecológico, con la propia selección natural, fenómeno evolutivo por antonomasia; y error que además implica pasar por alto la diferencia existente entre dos operaciones cognitivas muy distintas: (1) el análisis de las interacciones ecológicas que afectan a los organismos individuales y a los grupos que ellos conforman, y que por lo tanto se inscriben en el dominio de las causas próximas; y (2) al identificación de los efectos evolutivos que esas interacciones pueden tener en los linajes de esos seres vivos, y que sí se inscriben en el dominio de las causas remotas (CAPONI, 2010a, p. 88-89).

Es decir: Laland et al. (2011, p. 1512) confunden el análisis funcional autoecológico, que puede ser hecho en campo hasta por naturalista adepto a la teoría del *diseño inteligente*, con la explicación seccionar darwiniana que, tomando en cuenta esos análisis ecológicos, apunta a explicar la historia de un linaje y los estados de los caracteres

¹² Cf. CAPONI, 2008, p. 129 ss.

que ese linaje presenta¹³. Claro, para el naturalista darwiniano la relación entre ambas cosas suele ser tan obvia e inmediata que puede resultarle ocioso y pedante distinguirlas cuando se está desarrollando el análisis de un caso concreto. Pero, cuando lo que está en juego es una discusión epistemológica sobre la corrección de la distinción próximo-remoto esas superposiciones deben ser evitadas. Creo, sin embargo, que la clave de las reticencias que la dicotomía próximo-remota suscita en Laland et al. (2011) no reside sólo allí; sino que también está en una comprensión defectuosa del concepto de *presión selectiva*.

Comprensión defectuosa que se pone de manifiesto cuando se invoca una cierta idea de *causación recíproca* que, supuestamente, habría que tener en cuenta cuando se habla de algunos fenómenos evolutivos que, según se nos dice, no encajarían del todo bien en la idea que Mayr tenía de *causación remota*¹⁴. Este último, según Laland et al. (2011), nos habría enseñado a entender las causas remotas como factores ambientales que serían independientes del linaje cuya evolución ellos podrían explicar y que, además, serían relativamente contantes y no sujetos ellos mismos a transformaciones resultantes de esa evolución. Por eso, en la sección que sigue, intentaré mostrar que nunca, en ningún caso, una presión selectiva puede ser pensada como un factor ambiental totalmente exterior y ajeno al linaje en el que ella actúa; y eso, conjuntamente con las consideraciones que acabamos de hacer sobre la dicotomía próximo-remoto, servirá para justificar mi afirmación de que las ideas de *plasticidad fenotípica* y *construcción de nichos*, no exigen más que una mejor comprensión, pero nunca una rectificación, o un ajuste, de dicha polaridad.

Presiones selectivas y *causación recíproca*

La *causación recíproca* sería la mutua determinación entre aquello que se entiende como factor remoto cuando se habla de

¹³ Cf. FRANCIS, 1990, p. 410; CAPONI, 2010b, p. 58.

¹⁴ Cf. LALAND et al., 2011, p. 1512.

presión selectiva y los caracteres del propio linaje de seres vivos que está sometido a ella. Una mutua determinación que, según lo que nos dicen Laland et al. (2011, p. 1512), se podría obviar si hablamos, por ejemplo, de una presión selectiva favorable a un incremento de la resistencia a la falta de humedad, que podría afectar a una población de hierbas de cierta especie que quedase sometida a sucesivas temporadas de sequía. En este caso, según parecen entender Laland et al. (2011), la presión selectiva sería un factor externo, puramente ambiental, que existe con independencia de que esas plantas existan o no, y cuya persistencia, acentuación, o atenuación, no dependería del hecho de que las hierbas en cuestión se tornen más o menos resistentes a la sequía. Cosa que no ocurriría, por ejemplo, “cuando un carácter evoluciona por selección intersexual”. En este caso, se nos dice, “el factor selectivo es, él mismo, un carácter en evolución”: las características de los machos evolucionan en función de las preferencias de las hembras y éstas co-evolucionan con las características de los machos (LALAND et al., 2011, p. 1512).

Lo cierto, sin embargo, es que esa reciprocidad o co-determinación está inevitablemente presente en toda y en cualquier presión selectiva que podamos imaginar. En realidad, una presión selectiva nunca puede depender, y acentuarse o atenuarse, en virtud de factores puramente ambientales que quepa considerar con independencia del linaje a ella sometido. Esto es así, antes que nada, porque la propia idea de *presión selectiva* supone la existencia de una población en la cual se dan diferentes estados de un carácter tales que ellos permitan, o un aprovechamiento desigual de una oportunidad ofrecida por el ambiente, o una respuesta también desigual a una amenaza planteada por ese mismo ambiente en el que la población medra. Para que en una población de hierbas surja una presión selectiva favorable a una mayor resistencia a la falta de humedad, es obvio que no alcanza con que haya sequías. Para ello es necesario que, en dicho linaje, surjan formas variantes que, por sus características heredables, sean más resistentes a la falta de humedad que otras y por eso gocen de un mayor éxito reproductivo diferencial¹⁵.

¹⁵ Cf. BRANDON, 1990, p. 65.

Esa presión selectiva, por otra parte, será más o menos intensa en virtud, no sólo de la frecuencia o la dureza de esas sequías, sino que también dependerá de las diferencias de tolerancia a la falta de humedad que presentes las variantes en pugna. Si esa diferencia no es demasiado marcada, la presión a favor de las variantes más resistentes no será muy intensa; y esto nos indica, otra vez, que las presiones selectivas no se definen por variables puramente ambientales, sino que dependen de las posibilidades que ofrece el propio linaje en evolución. Así, por más que las sequías se repitan y recrudezcan, la presión en favor de una mayor tolerancia a la falta de humedad sólo podrá llegar hasta donde lo permita la capacidad que ese linaje de hierbas tenga de generar variantes progresivamente más resistentes a esa carencia. Por eso, en el delineamiento de las presiones selectivas, los constreñimientos ontogenéticos pueden ser tan importantes como los factores ecológicos.

Por otro lado, la presión en favor de variantes más resistentes no sólo llega a ese tope, sino que además llega a homogeneizar el linaje al punto de que todos los individuos sean igualmente resistentes a la seca e igualmente incapaces de transmitir hereditariamente características que disminuyan esa capacidad; entonces, si no ocurre una mutación que produzca variantes menos resistentes, ella misma, la presión selectiva en cuestión, dejará de existir como resultado de su propio accionar. No porque el ambiente exterior haya cambiado; sino porque, como ya dije, sólo tiene sentido hablar de presiones selectivas cuando en una población, existen variantes a ser seleccionadas.

No menos que los procesos de deriva génica, las presiones selectivas también son fenómenos intrapoblacionales: es en las poblaciones, y por las poblaciones, que ellas existen. Por eso, en la medida en que, por efecto de esas mismas presiones, la composición de las poblaciones se va alterando, ellas, las presiones selectivas, también se van redefiniendo; y no es necesario pensar en la selección sexual para entender por qué eso puede ser así. Cualquier ejemplo de presión selectiva nos lo muestra. El índice de resistencia a la sequedad del suelo y del aire que hoy es premiado con mayor éxito reproductivo, puede no llegar a recibir ese premio en las próximas

temporadas. Pero eso dependerá menos de la crudeza de las sequías que del simple hecho de que los cambios ocurridos en el pool genético de la población, generen, o no, la posibilidad de que surjan variantes todavía más resistentes. Todo proceso selectivo, en la medida en que él altera la población en la que ocurre, altera también las reglas de la propia selección.

Pero hay más: la imposibilidad de definir presiones selectivas con independencia del linaje que a ellas se sometería, no sólo tiene que ver con la existencia o con la posibilidad de producir estados variantes de un carácter que dicho linaje presente. El surgimiento de presiones selectivas tiene que ver también con el modo en el que ese linaje se relaciona, en cada momento de su historia evolutiva, con el ambiente en el que sus poblaciones medran. Uno puede pensar que para un rumiante herbívoro que habita en una sábana infestada de carnívoros que se los quieren comer, nada podría ser más beneficioso que poder correr con mayor velocidad para así fugarse más fácilmente de esos depredadores. Pero si la estrategia defensiva de ese rumiante no es la fuga, y sí hacer frente grupalmente a esos depredadores; entonces, la capacidad de correr con mayor velocidad que algunos individuos podrían eventualmente presentar, aun siendo muy común y hereditariamente transmisible, nunca daría lugar a una presión selectiva tendiente a acentuarla y a incrementar su frecuencia. El modo de vida, el modo de comportarse de esos rumiantes, producto de presiones selectivas pretéritas, habría determinado así la naturaleza de las posibles presiones selectivas subsiguientes a las que el linaje podría quedar sometido. Ya lo decía Monod (1971, p. 139-140):

Otra dificultad para la teoría selectiva proviene de haber sido demasiado a menudo comprendida, o presentada, como dependiente de las solas condiciones del medio exterior como agentes de selección. Ésta es una concepción completamente errónea. Porque las presiones de selección que ejercen sobre los organismos las condiciones externas, no son en ningún caso independientes de las performances teleonómicas características de la especie. Organismos diferentes viviendo en el mismo *nicho ecológico*, tienen con las condiciones externas (comprendidos los demás organismos), interacciones muy diferentes y específicas. Son esas interacciones específicas, en parte *escogidas* por el

mismo organismo, las que determinan la naturaleza y la orientación de la presión de selección que él sufre. Digamos que las *condiciones iniciales* de selección que encuentra una mutación nueva, comprenden a la vez, y de forma, indisoluble, el medio exterior y el conjunto de las estructuras y performances del aparato teleonómico.

Es verdad, Monod confunde y superpone ahí el hablar de organismos con el hablar de linajes; cosa que equivale a confundir el orden de las causas próximas con el orden de las causas remotas. Pero creo que se puede remontar esa dificultad, en este caso más verbal que conceptual; y entender el núcleo de lo que se nos quiere decir: las presiones selectivas sólo se configuran a partir del propio linaje en evolución; en ningún caso ellas dependen exclusivamente de condiciones externas a él. Por el contrario, esas presiones dependen de lo que la historia evolutiva pasada ya hizo de ese linaje; y tampoco importa aquí que Monod (1971), biólogo de laboratorio al fin, haya usado de modo incorrecto el término “nicho ecológico”, confundiéndolo con lo que simplemente hubiese convenido llamar “ambiente externo”¹⁶. Lo que importa aquí es su clara visión de que el “ambiente selectivo” no se identifica con ese “ambiente externo”¹⁷ y depende de una estrategia adaptativa previamente definida.

Construcción de nichos y plasticidad fenotípica

Pero claro, cuando Laland et al. (2011, p. 1514) se refieren a la “construcción de nichos”, ellos están aludiendo a algo distinto de esa determinación evolutiva de las presiones selectivas a la que aludía Monod. Siguiendo en eso a Lewontin (1979), ellos se están refiriendo a los efectos producidos en el ambiente por el propio accionar de los organismos individuales, o de sus poblaciones (en sentido ecológico). Esos efectos, se nos dice con toda razón, modifican el ambiente de forma significativa y eso puede acarrear modificaciones importantes en

¹⁶ Cf. BRANDON, 1990, p. 67.

¹⁷ Cf. BRANDON, 1990, p. 68.

las variables ambientales que están involucradas en la configuración de las presiones selectivas (LALAND et al., 2011, p. 1514). Hierbas que hayan desarrollado una primera adaptación a la sequía consistente en almacenar mayores cantidades de la humedad disponible en el suelo, tenderán a secar más rápidamente dicho suelo; y ese cambio en el ambiente propiciará el surgimiento de presiones selectivas favorables al surgimiento de otros recursos para resistir la falta de humedad. Bajo esas condiciones, una variación tendiente a limitar la evaporación del agua almacenada en los tejidos de esas plantas, podría ser premiada por la selección natural.

Los seres vivos, en efecto, alteran el ecosistema en el que viven; y esos cambios pueden redundar en el surgimiento de nuevas presiones selectivas o en la acentuación de presiones preexistentes. Esto, con todo, no trae demasiadas novedades para la distinción próximo-remoto. Por el contrario, para analizar correctamente lo que ahí ocurre es necesario no perder de vista esa distinción y hasta remarcarla. La modificación del ambiente ecológico que las plantas producen al almacenar más humedad en sus tejidos, es un fenómeno que se inscribe en el dominio de las causas próximas; y ese fenómeno podrá o no tener efectos evolutivos, podrá o no resultar en presiones selectivas, que sí pertenecen al dominio de las causas remotas. Eso dependerá, otra vez, de que en esa población surjan, o no, variantes heredables que permitan una respuesta más eficiente a esa nueva configuración del ambiente que las propias hierbas generaron. No ver eso nos llevaría nuevamente al error de pensar que cualquier factor ambiental configura, de por sí, una presión selectiva. Sería olvidar la "causación recíproca" que es inherente a esas presiones.

Es verdad, por otra parte, que los seres vivos no presentan fenotipos rígidos cuyo desarrollo sea independiente de las condiciones del ambiente en el que ellos crecen. Todo fenotipo es más o menos plástico (WEST-EBERHARD, 2003, p. 10), más o menos sensible a los diferentes factores que inciden en su ontogenia (OYAMA, 1985, p. 22); y eso, como lo apuntan Laland et al. (2011, p. 1514) puede traer consecuencias ecológicas importantes, capaces de acarrear cambios evolutivos. El tamaño medio de los conejos de una población cuyas temporadas de crías, a lo largo de varias generaciones, coincida con la sobreabundancia de un

determinado recurso nutritivo crucial en los primeros meses posteriores al fin de la lactancia, puede incrementarse significativamente. Pero, si ese incremento de tamaño genera, a su vez, necesidades nutricionales mayores a lo largo de todo el ciclo vital de esos conejos, esto puede conducir a una sobreexplotación de los recursos forrajeros disponibles para la población total; circunstancia ésa que intensificará la competición por dichos recursos. Ahí, se podría pensar, un proceso ontogenético, que no fue causado por un factor genético, y sí por un factor ambiental que puede muy bien no volver a repetirse, estaría redundando en la aparición o en la intensificación de una presión selectiva¹⁸. La relación entre ambas cosas, sin embargo, no es inmediata.

Para que esa mayor competición por forraje, generada por el incremento del tamaño medio de los conejos, de lugar a una presión selectiva, también es necesario que en dicha población existan variantes hereditarias que, de algún modo, permitan una respuesta más eficiente a esa persistente escasez de recursos alimentarios generada por la sobreexplotación. Caso contrario, toda esa serie de factores ecológicos, inscriptos en el plano de las causas próximas, que llevaron primero al desarrollo de conejos mayores y más glotones, y de ahí a sobreexplotación de las fuentes de forraje, nunca repercutirá en el plano evolutivo.

Sé que es improbable que así ocurra: siempre alguna variación heredable podrá hacer surgir individuos mejor preparados que los otros para aprovechar esa fuente menguante de alimento o para resistir mejor a la escasez de nutrientes. Pero también es evidente que el propio cambio ecológico, posibilitado por la plasticidad fenotípica de los conejos, es insuficiente para configurar una presión selectiva. No ver eso, una vez más, implicaría confundir el factor ambiental con la presión selectiva; y el hecho que ese factor ambiental obedezca a una modificación de los propios organismos, no agrega mucho a la situación: lo mismo había ocurrido con aquellas hierbas que, por poder absorber y almacenar más agua del suelo, agravaban los efectos de la sequía que ellas mismas sufrían.

¹⁸ Cf. LALAND et al., 2011, p. 1514.

En síntesis: cuando afirman que “los factores remotos no son atributos estables y autónomos del ambiente”, y que “ellos incluyen lábiles atributos de los propios organismos y sus cambiantes efectos sobre el ambiente”, Laland et al. (2011, p. 1514) erran dos veces. Erran, en primer lugar, porque, interpretando incorrectamente el concepto de *presión selectiva*, plantean una dificultad inexistente: una presión selectiva, como ya lo dije y lo repetí, no es nunca, en ningún caso, un factor ambiental estable y autónomo. Una presión selectiva sólo se produce en virtud de lo que el linaje en evolución genera, y acepta, como alternativas posibles de evolución; y su intensidad y su persistencia también dependerán de lo que ella haga con el propio linaje afectado. Pero Laland et al. (2011) también erran cuando confunden la plasticidad de los organismos y sus efectos sobre el ambiente, con causas remotas. Se trata ahí, claro, de dos factores próximos ecológicamente muy relevantes; como también lo son la sequía, la presencia de predadores, o la falta de luz. Pero, para que esos factores den lugar a presiones selectivas, *i.e.* causas remotas, que impacten en el plano de los linajes, se necesita que se cumplan las condiciones que deben cumplirse en el caso de cualquier otra presión selectiva.

Consideraciones finales

La posición epistemológicamente, pero no teóricamente, conservadora que sostuve en relación a la dicotomía próximo-remoto, no está totalmente reñida, de todos modos, con la posición adoptada por Laland et al. (2011). Ellos no llegan a afirmar que la dicotomía próximo-remoto deba ser abandonada (LALAND et al., 2011, p. 1515); y hasta sostienen la pertinencia de preservarla (LALAND et al., 2011, p. 1516). En este sentido, ellos son más prudentes que Amundson (2005, p. 204). Pero, aun así, su *review* apunta putativas dificultades que sólo pueden ser aceptadas como tales si se desconoce el verdadero significado de la polaridad discutida; y ésta, según entiendo, constituye un valioso instrumento de análisis epistemológico que debe ser preservado de esas confusiones. El afán por promover y resaltar la novedad que pueda estar implicada en algunos desarrollos teóricos más o menos recientes

(LALAND et al., 2011, p. 1516), y la urgencia por responder las objeciones que esos desarrollos puedan suscitar entre grupos de investigadores más conservadores¹⁹ no son motivos válidos para abandonar, o menoscabar, valiosos instrumentos de análisis epistemológico que siempre pueden volver a servir para ayudarnos a comprender otras, e imprevisibles, coyunturas del devenir de una ciencia.

Sé que los avances del conocimiento científico siempre pueden llegar a ser de una magnitud y alcance tal que puedan obligarnos a revisar nuestras categorías epistemológicas (CAPONI, 2007, p. 78); pero también creo que los cambios en la esfera teórica pueden ser más rápidos que los cambios en el plano epistemológico y, muchas veces, pueden ocurrir sin afectar a este último. Lo que sí es muy probable es que dichos cambios teóricos, nos exijan un relevamiento más cuidadoso, un análisis más preciso, de ese sustrato menos inestable de presupuestos epistemológicos sobre el que tales cambios ocurren. En todo caso, si hemos de llegar a la conclusión de que ese sustrato epistemológico se ha visto conmovido, que eso no sea el resultado de un examen apresurado, motivado por el entusiasmo que siempre despierta el anuncio de una revisión teórica o la defensa de resultados empíricos generados por líneas de investigación innovadoras. Los análisis epistemológicos aclararan y hacen progresar a las polémicas científicas; y es justamente cuando esas polémicas se intensifican, que debemos ser más cuidadosos en dichos análisis.

Referencias

AMUNDSON, R. **The changing role of the embryo in evolutionary thought**. Cambridge: Cambridge University Press, 2005.

ARIEW, A. Ernst Mayr's 'ultimate/proximate' distinction reconsidered and reconstructed. **Biology & Philosophy**, v.18, p. 553-565, 2003.

ARTHUR, W. **Biased embryos and evolution**. Cambridge: Cambridge University Press, 2004.

¹⁹ Cf. WEST-EBERHARD, 2003, p. 11.

ARTHUR, W. **Evolution**: a developmental approach. Oxford: Wiley-Blackwell, 2011.

BEATTY, J. Proximate/Ulimate Distinction in the Multiple Careers of Ernst Mayr. **Biology & Philosophy**, v. 9, p. 333-356, 1994.

BRANDON, R. **Adaptation and environment**. Princeton: Princeton University Press, 1990.

CALLEBAUT, W. The organismic systems approach: Evo-Devo and the streamlining of the naturalistic agenda. In: SAMSOM, R.; BRANDON, R. (Ed.). **Integrating evolution and development**. Cambridge: MIT Press, 2007. p. 25-92.

CAPONI, G. Experimentos en biología evolutiva: ¿Qué tienen ellos que los otros no tengan? **Episteme**, v.16, p. 61-97, 2003.

CAPONI, G. La amplia agenda de la Filosofía de la Ciencia. **Filosofía**, v. 8, n. 2, p. 75-82, 2007.

CAPONI, G. La Biología evolucionaria del desarrollo como ciencia de causas remotas. **Signos Filosóficos**, v. 10, n. 20, p. 121-142, 2008.

CAPONI, G. Desarrollo, causas remotas e historia natural. **Principia**, v. 13, n. 1, p. 29-50, 2009.

CAPONI, G. Función, adaptación y diseño en Biología. **Signos Filosóficos**, v. 12, n. 24, p. 71-101, 2010a.

CAPONI, G. Análisis funcionales y explicaciones seleccionales en Biología: una crítica de la concepción etiológica del concepto de función. **Ideas y Valores**, n. 143, p. 51-72, 2010b.

CAPONI, G. Aproximação epistemológica à biologia evolutiva do desenvolvimento. In: ABRANTES, P. (Ed.). **Filosofia da biologia**. Porto Alegre: Artmed, 2011a. p. 211-223.

CAPONI, G. Os táxons como indivíduos. In: STEFANO, W.; PECHLIYE, M. (Ed.). **Filosofia e História da Biologia**. São Paulo: Universidade Presbiteriana Mackenzie, 2011b. p. 71-112.

- FOLGUERA, G. Enfoques y desenfoques de los programas de investigación de la Biología Evolutiva del Desarrollo. **Ludus Vitalis**, v. 19, n. 35, p. 325-331, 2011.
- FRANCIS, R. Causes, proximate and ultimate. **Biology & Philosophy**, v. 5, p. 401-415, 1990.
- GILBERT, S. et al. Resynthesizing Evolutionary and Developmental Biology. **Developmental Biology**, v. 173, p. 357-372, 1996.
- HARTMANN, N. **Ontología**. México: Fondo de Cultura Económica, 1964. v. 5.
- LALAND, K. et al. Cause and effect in biology revisited: Is Mayr's Proximate-Ultimate Dichotomy Still Useful? **Science**, v. 334, p. 1512-1516, 2011.
- LEWONTIN, R. La adaptación. In: SCIENTIFIC American (Ed.). **Evolución**. Barcelona: Los Libros de Investigación & Ciencia, 1979. p. 139-152. (Libro publicado en la edición especial de la revista Scientific American).
- MARTÍNEZ, M. Los constreñimientos del desarrollo y la integración evodevo: precisiones y distinciones en torno al tema". **Acta Biológica Colombiana**, v. 14, p. 151-168, 2009.
- MAYNARD SMITH, J. et al. Developmental constraints and evolution. **The Quarterly Review of Biology**, v. 60, n. 3, p. 265-287, 1985.
- MAYR, E. Cause and effect in Biology. **Science**, v.134, p. 1501-1506, 1961.
- MAYR, E. **The growth of biological thought**. Cambridge: Harvard University Press, 1982.
- MAYR, E. Proximate and ultimate causations. **Biology & Philosophy**, v. 8, p. 93-94, 1993.
- MAYR, E. **Así es la biología**. Madrid: Debate, 1998.
- MONOD, J. **El azar y la necesidad**. Monte Ávila: Caracas, 1971.
- MORANGE, M. What will result from the interaction between functional and evolutionary biology. **Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences**, v. 42, p. 69-74, 2011.

OYAMA, S. **The ontogeny of information**. Cambridge: Cambridge University Press, 1985.

SOBER, E. **Philosophy of biology**. Oxford: Oxford University Press, 1993.

WEBER, M. **Philosophy of experimental biology**. Cambridge: Cambridge University Press, 2004.

WEST-EBERHARD, M. **Developmental plasticity and evolution**. Oxford: Oxford University Press, 2003.

Recibido: 30/07/2012

Received: 07/30/2012

Aprobado: 12/12/2012

Approved: 12/12/2012